

KBC 61.-10
UNIVERSIDAD AUTONOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO INTERUNIVERSITARIO DE ECOLOGIA

UNIVERSIDAD
AUTONOMA DE
MADRID
BIBLIOTECA

SC
C
1074

La endozoocoria por mamíferos herbívoros en una dehesa del centro de la Península Ibérica.

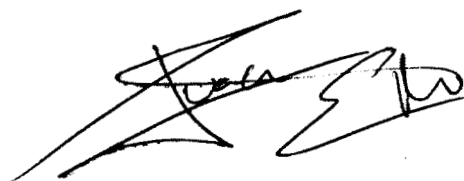
UNIVERSIDAD AUTONOMA MADRID
10.05.95 002499
REGISTRO GENERAL
ENTRADA

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas por:

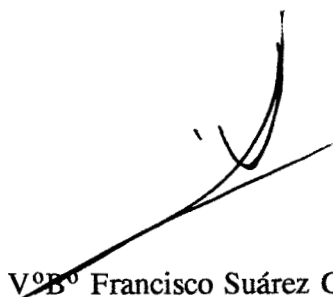
Juan Esteban Malo Arrázola

Este trabajo ha sido dirigido por D. Francisco Suárez Cardona, Profesor Titular del Departamento Interuniversitario de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Madrid.

Madrid, mayo de 1995



Fdo. Juan E. Malo Arrázola



VºBº Francisco Suárez Cardona

La endozoocoria por mamíferos herbívoros en una dehesa del centro de la Península Ibérica.

Juan E. Malo Arrázola

*A los amigos,
todos
Juan*

Agradecimientos

Al terminar un trabajo de esta envergadura uno mira hacia atrás y parece casi incapaz de recordar sus inicios. Sin embargo, cuando se ve el volumen de cosas hechas y se revisan los datos, análisis... uno se da cuenta de las múltiples ayudas que ha recibido durante su elaboración. Entre estos recuerdos y ayudas se repiten ciertas personas que, por más allegadas, han estado más veces cerca cuando se hacían necesarias. A ellas quiero dedicar este espacio (aunque seguro que me olvido de alguno), pero no por ello desprecio la ayuda prestada por infinidad de otras que, sobre todo desde el punto de vista emocional, también han colaborado en este trabajo (gracias a ellos por adelantado).

Quico (Suárez) me metió en este lío y me ha enseñado a trabajar en ciencia. Entre lo que me ha enseñado (o ha intentado porque soy muy cabezota) quiero destacar su capacidad para desconfiar de las perspectivas más ortodoxas de la biología y su intuición ecológica. Begoña Peco se fió de lo que hacíamos y no dejó de apoyarme (sobre todo a la hora de gestionar becas) pese a que nos acordásemos de ella como de Santa Bárbara, y a que yo me alejase algo de su línea de trabajo al empezar ésta. Besa comenzó el estudio conmigo y colaboró en una gran parte del trabajo inicial, sobre todo de campo, en que se basa esta tesis. El diseño de los primeros experimentos que hicimos es en parte suyo, y su compañía en el campo inolvidable. Cerca de dos tercios de la botánica que sé me la ha enseñado Catherine Levassor, que es además un ejemplo de tesón y simpatía.

Los compañeros del despacho (y del bar): los Juanes (Oñate y Traba), Jesús, Miguel, Atila, Jorge... me ha ayudado en gran cantidad de cosas, en especial solucionándome problemas informáticos y dudas metafísicas, y facilitándome bibliografía, viajes por la geografía peninsular y visiones alternativas. A ellos debo aquí un especial recuerdo. Otros muchos miembros y colaboradores del Departamento, así como no pocos amiguetes, me acompañaron en las largas jornadas de muestreo en Viñuelas, especialmente en aquella época en que yo no tenía carnet de conducir.

Una mención especial merece mi familia, que es la que más estoicamente ha aguantado mis manías, el desorden de mi mesa de trabajo y la impredecibilidad de casi todos mis actos. Pese a todo nunca me lo han reprochado muy en serio y siempre se han mantenido casi tan ilusionados con esta tesis como yo.

Los descansos con los amigos también tienen aquí un sitio, porque nunca he sido capaz de concentrarme durante cierto tiempo sin hacer alguna que otra escapadita.

No puedo olvidar aquí tampoco a las instituciones que de una manera u otra han colaborado en la realización de este trabajo. La Universidad Autónoma de Madrid me concedió una beca de Tercer Ciclo que me ayudó a no claudicar en mi intención de realizar esta tesis doctoral. Dado mi espíritu ahorrativo y mis conocimientos de microeconomía (o de tacañería), con esta media beca pude ir tirando hasta que la Comunidad Autónoma de Madrid me concedió la beca de Formación de Personal Investigador que he disfrutado los últimos cuatro años. Parte de los gastos generados por esta investigación fueron costeados por el proyecto PB 91-0020 de la Dirección General de Investigación, Ciencia y Tecnología del Ministerio de Educación y Ciencia. Laparanza S.A., propietaria del Castillo de Viñuelas, nos permitió trabajar en la finca aunque no sacase nada a cambio. Por último, Cruz Roja Juventud (Madrid) puso a mi disposición despacho, mesa y ordenador durante los 13 meses en que el Estado me tuvo retenido allí como "colaborador social". Sin estas facilidades, o si no me hubiesen dejado tan a mi aire, la mitad de este trabajo estaría todavía en el tintero.

Gracias a todos

*Estiércol no es sagrado,
mas do cae face milagro.*

(Refranero Popular Español)

*Una cosa que he aprendido en una larga vida
es que toda nuestra ciencia, comparada con la realidad,
es primitiva e infantil.*

(Albert Einstein)

Índice

Capítulo 1. Introducción	1
1. Plantas-herbívoros y frutos-vertebrados, dos interacciones tradicionalmente distintas	1
2. La hipótesis del <i>Foliage-as-fruit</i>	4
3. ¿Por qué estudiar la endozoocoria?	10
4. Avances más recientes	11
5. Organización de la investigación y del texto	13
Capítulo 2. Área de estudio y metodología general	17
1. Área de estudio	17
1.1. Características generales	17
1.2. Las comunidades vegetales	19
1.3. Los pastizales de la finca	22
1.4. Los herbívoros	23
2. Metodología general	25
2.1. Identificación, recolección y conservación de excrementos	25
2.2. Determinación del contenido de semillas de muestras de suelo y excrementos	27
2.3. Métodos estadísticos	30
Capítulo 3. La semillas dispersadas en los excrementos de los herbívoros .	33
1. Justificación	33
2. Métodos	34
2.1. Cuantificación de la dispersión endozoócora	34
2.2. Estimación de la producción de semillas	37
2.3. Hábitat de las especies dispersadas y no dispersadas	38
2.4. Tratamiento de datos	39
3. Resultados	42
3.1. Análisis cuantitativo de la dispersión	42
3.1.1. Variabilidad temporal en la densidad de semillas en los excrementos	44

3.1.2. Variabilidad temporal en el número de especies dispersadas en los excrementos	48
3.2. Análisis taxonómico de las semillas dispersadas	52
3.2.1. Conejo	52
3.2.2. Gamo	55
3.2.3. Ciervo	58
3.2.4. Vaca	60
3.3. Relaciones entre los herbívoros como dispersantes	63
3.4. Relaciones entre producción de semillas y dispersión	68
4. Discusión	76
4.1. ¿Cuántas semillas dispersan los herbívoros?	76
4.2. ¿Qué semillas dispersan los herbívoros?	79
4.3. Relaciones de los herbívoros como dispersantes entre sí y con las comunidades vegetales	87
5. Conclusiones	96
Capítulo 4. Los excrementos y las semillas depositadas por los herbívoros.	
Aspectos espaciales de la endozoocoria	99
1. Justificación	99
2. Métodos	100
2.1. Patrones espaciales de la deposición de excrementos	100
2.2. Cantidad de semillas dispersadas en los excrementos	102
2.3. Análisis de datos	103
3. Resultados y discusión	105
3.1. Cantidad de excremento depositado por los herbívoros	105
3.2. Variabilidad espacial de la deposición de excrementos	106
3.3. Variación temporal de la deposición de excrementos por los herbívoros.	109
3.4. Densidad de semillas en los excrementos y patrones temporales de deposición de semillas	113
3.5. Aspectos espaciales de la deposición de semillas con los excrementos	118
3.6. Las deyecciones de los herbívoros y el destino de las semillas dispersadas en ellos	122
3.7. Pero... ¿qué ocurre en el campo?	128
4. Conclusiones	132

Capítulo 5. El efecto de la endozoocoria sobre los bancos de semillas de otoño	135
1. Justificación	135
2. Importancia de la endozoocoria en la generación de bancos de semillas en pequeñas perturbaciones	136
2.1. Metodología	136
2.1.1. Generación de bancos de semillas en pequeñas perturbaciones	136
2.1.2. Producción de semillas	137
2.1.3. Dispersión de semillas por los conejos	138
2.1.4. Análisis de datos	138
2.2. Resultados	140
2.2.1. El efecto de los excrementos en la generación de bancos de semillas	140
2.2.2. Tendencias generales de variación de los bancos de semillas	142
2.2.3. Relaciones con la producción de semillas	146
3. Supervivencia de las semillas dispersadas en excrementos de vaca hasta el momento de la germinación.	147
3.1. Métodos	147
3.1.1. Diseño experimental	147
3.1.2. Análisis de datos	148
3.2. Resultados	148
4. Discusión	150
5. Conclusiones	156
Capítulo 6. El efecto de las semillas contenidas en los excrementos sobre las comunidades vegetales	159
1. Justificación	159
2. Dispersión endozoócora por el gamo e introducción de especies con los excrementos	160
2.1. Material y métodos	160
2.2. Resultados	162
3. Contribución de las semillas dispersadas en las boñigas de vaca a su recubrimiento vegetal	164
3.1 Métodos	164
3.1.1 Colonización de las boñigas bajo condiciones controladas	164

3.1.2. Seguimiento de la colonización de las boñigas en el campo	166
3.1.3. Contenido de semillas de los excrementos	167
3.1.4. Análisis de datos	167
3.2. Resultados	169
3.2.1. Contenido de semillas de los excrementos y su colonización bajo condiciones controladas	169
3.2.2. Contenido de semillas de los excrementos y colonización de las boñigas en el campo	170
3.2.3. La sucesión en las boñigas de primavera	175
3.2.4. Las boñigas, el empradizado de <i>Poa bulbosa</i> y la riqueza del pastizal a pequeña escala	178
4. Discusión	180
4.1. Introducción de especies con los excrementos	180
4.2. Efecto de los excrementos sobre las comunidades pastoreadas	183
5. Conclusiones	189
Capítulo 7. El efecto de la endozoocoria sobre las poblaciones vegetales. El caso de <i>Biserrula pelecinus</i> y <i>Cistus ladanifer</i>	193
1. Justificación	193
2. Los excrementos de vaca y el éxito de <i>Biserrula pelecinus</i> en el pastizal: dispersión, germinación y frecuencia en la vegetación.	194
2.1. Métodos	195
2.1.1. Dispersión por el ganado	195
2.1.2. Capacidad germinativa tras el paso por el tracto digestivo	195
2.1.3. Efecto sobre la composición de los pastos	196
2.2. Resultados	197
2.2.1. Dispersión por el ganado vacuno	197
2.2.2. Capacidad germinativa	198
2.2.3. Efecto sobre los pastos	199
2.3. Discusión	200
3. El ciervo y la reproducción de la jara (<i>Cistus ladanifer</i>): dispersión endozoócora, germinación, establecimiento y supervivencia de plántulas.	203
3.1. Métodos	204

3.1.1. Dispersión de semillas de jara en los excrementos de ciervo	204
3.1.2. Dispersión anemócora de las semillas de jara . . .	205
3.1.3. Germinabilidad tras el paso por el tracto digestivo	206
3.1.4. Germinación y supervivencia de plántulas bajo condiciones naturales	207
3.2. Resultados	209
3.2.1. Dispersión de semillas	209
3.2.2. Germinación bajo condiciones controladas	211
3.2.3. Germinación bajo condiciones naturales	212
3.2.4. Supervivencia de las plántulas	215
3.3. Discusión	219
3.3.1. Importancia para la dispersión	219
3.3.2. Importancia para la germinación y el establecimiento de nuevas plantas	221
3.3.3. El efecto sobre las comunidades vegetales	225
4. Discusión general	226
5. Conclusiones	229
Capítulo 8. Conclusiones generales	231
1. Síntesis	231
2. Implicaciones	236
2.1. Las especies vegetales	236
2.2. Las comunidades vegetales	237
2.3. Las relaciones plantas herbáceas-mamíferos herbívoros . .	238
Bibliografía	241
Anexos	257

Capítulo 1.

Introducción

1. Plantas-herbívoros y frutos-vertebrados, dos interacciones tradicionalmente distintas

Las relaciones entre animales y plantas, y en concreto las de los vertebrados con las plantas superiores, han sido uno de los objetivos de estudio tradicionales de la Ecología. Siguiendo las clasificaciones más tradicionalmente aplicadas a las relaciones interespecíficas, aquéllas se han englobado dentro de diferentes categorías en función de que cada una de las partes se viese beneficiada o perjudicada por ella, o fuese indiferente a la misma (Odum 1972, Ricklefs 1979, Colinvaux 1980, McNaughton y Wolf 1984, Begon *et al.* 1990). A partir de esta simplificación, se establecen las diferentes categorías de relaciones interespecíficas, que resumidamente se simbolizan con pares de símbolos (+ si son beneficiosas, - si perjudiciales, y 0 en el hipotético caso de que sean indiferentes).

En este contexto, la herbivoría ha sido tradicionalmente considerada predación (+, -) y el frugivorismo una forma de mutualismo (+, +), por lo que el estudio de ambas se ha enfocado de forma muy distinta (van der Pijl 1982, Crawley 1983, Howe y Westley 1988). Esta visión simplificada ha recibido numerosas críticas, entre las que destaca aquélla que considera beneficioso para las plantas el consumo por los herbívoros. Las observaciones del crecimiento compensatorio e incluso sobrecompensatorio de algunas especies tras la herbivoría han dado lugar a un encendido debate que dista mucho de estar cerrado (Paige y Whitham 1987, Maschinski y Whitham 1987, Bergelson y Crawley 1992, Belsky *et al.* 1993, Crawley 1993, V.V.A.A. 1993). En el frugivorismo, igual que en otras formas de zoocoria, también se han planteado condicionantes que hacen más apropiado hablar de explotación recíproca entre especies que de mutuo beneficio

(Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1983, Howe y Westley 1988, Cockburn 1991).

La extensión de estas visiones des-simplificadoras ha llevado al replanteamiento del sistema tradicional de categorías estrictas y a la conclusión de que las interacciones interespecíficas se enmarcan en un continuo cuyo resultado para las especies (+, 0 ó -) puede ser muy variable y dependiente de las condiciones particulares en que se desarrolla la interacción (Maschinski y Whitham 1989, Dickman 1992, Bronstein 1994). La existencia de interacciones con terceras especies puede complicar más aún el esquema y hacer de más difícil predicción el resultado de las relaciones interespecíficas (Janzen 1982b, Herrera 1984a, Miller 1993).

En todo caso, los estudios sobre la herbivoría en general, y el pastoreo por mamíferos en particular, se han enfocado mayoritariamente desde la perspectiva del consumo de materiales de la planta y las perturbaciones que producen los herbívoros (Crawley 1983, Belsky *et al.* 1993, Huston 1994). Incluso se ha llegado a englobar ambos procesos bajo conceptos como perturbación (*disturbance*) y pérdidas (*loss rates*) a fin de simplificar la realización de modelos (Grime 1979, Tilman 1988).

Además, la mayor parte de los estudios sobre dinámica de la vegetación y su relación con el pastoreo se han centrado en el análisis de la composición y otros parámetros estructurales y funcionales de la comunidad (ej. Noy-Meir 1990, van den Bos 1990, Osman *et al.* 1991, Montalvo 1992, Ortega 1994). Los procesos que determinan los cambios observados han recibido menor atención, y en general se han inferido a partir de los patrones encontrados. Sin embargo, el pastoreo altera multitud de procesos determinantes de todo el ciclo vital de las especies vegetales, y algunas de estas alteraciones pueden no ser negativas para ellas ni directamente dependientes del volumen de materia vegetal consumida. Estos aspectos de la interacción herbívoros-plantas han recibido una atención marginal (Crawley 1983).

Pese a la dificultad de generalizar el efecto de la herbivoría sobre la vegetación, se acepta que el pastoreo es un proceso selectivo que afecta de forma prioritaria a ciertas especies vegetales. Fruto de esta selectividad se produce una alteración de las interacciones que se establecerían entre las especies en ausencia del pastoreo y tiene lugar un desplazamiento de las especies más apetecidas por los herbívoros y menos tolerantes a la perturbación generada por ellos, especies que

de otra forma tendrían un papel dominante en la comunidad vegetal. Gracias a este desplazamiento de las especies más competitivas (*sensu* Grime 1979), el pastoreo favorece a otras especies y da lugar a un aumento de la diversidad de tipo unimodal, con el máximo a niveles intermedios de perturbación (Louda *et al.* 1990, Tilman y Pacala 1993, Huston 1994). La variabilidad espacial del pastoreo lleva también a que la herbivoría favorezca una diversificación espacial de las comunidades vegetales (Tilman 1988, Coughenour 1991).

Por otro lado, la ingestión de frutos carnosos por los vertebrados, y la dispersión de las semillas contenidos en ellos con los excrementos (endozoocoria), se ha estudiado desde numerosos puntos de vista. Entre ellos, la mayor atención se ha dedicado a los relacionados con la descripción de los gremios de dispersantes y las especies dispersadas, así como a los caracteres de frutos y frugívoros (ej. revisiones de Ridley 1930, Janzen 1983, Snow y Snow 1988).

También se han abordado de forma repetida su efecto sobre las poblaciones vegetales y las implicaciones evolutivas que pueden derivarse de la endozoocoria. Se ha comprobado que la dispersión por los vertebrados puede resultar rentable para las especies vegetales por numerosas razones, entre las que destacan la menor predación de semillas lejos de las plantas parentales, la colonización de nuevos hábitats, la dispersión hasta lugares de especial calidad para la regeneración, o la alteración de los patrones temporales de germinación de las semillas (Livingston 1972, Howe y smallwood 1982, Schupp *et al.* 1989, Barnea *et al.* 1990, Izhaki *et al.* 1995). Los análisis de los caracteres de los dispersantes y las especies vegetales han mostrado la coherencia existente entre ellos (Snow 1971, Mazer y Wheelwright 1993), aunque esto no demuestre su coevolución (Janzen 1980). De hecho, actualmente la interacción frutos-frugívoros se considera capaz de producir únicamente una coevolución difusa (Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1983, Herrera 1985), y la coherencia entre caracteres puede ser en buena medida independiente de las presiones selectivas de los dispersantes (Jordano 1995).

La mayor parte de las investigaciones se han llevado a cabo con aves, pero existe también una amplia información sobre la endozoocoria por murciélagos (Morrison 1978, Soriano *et al.* 1991, Izhaki *et al.* 1995). Sobre la dispersión de semillas por mamíferos herbívoros y otros vertebrados existen bastantes menos datos (Howe 1980, Genard y Lescourret 1985, Lieberman *et al.* 1987, Cowan

1990, Traveset 1990, Miller 1993), aunque existan referencias desde muy antiguo (Ridley 1930).

2. La hipótesis del *Foliage-as-fruit*

La íntima relación evolutiva de los herbívoros y las plantas de que se alimentan se ha discutido en repetidas ocasiones (Owen 1980, Stebbins 1981, Owen y Wiegert 1981, 1982, Silvertown 1982, Herrera 1982), pero hasta hace relativamente poco tiempo esta posible coevolución no se había ligado a la dispersión de semillas por los herbívoros.

En 1984 Daniel H. Janzen formuló en *The American Naturalist* su hipótesis del *Foliage-as-fruit*, que resumidamente describió de la siguiente forma:

Hipotetizo que, para cierto número de especies herbáceas provistas de pequeñas semillas, una forma común y (evolutivamente) seleccionada de dispersión de sus semillas fué a través del consumo de semillas por los grandes herbívoros mientras se alimentaban del follaje de las plantas adultas. Además, los grandes herbívoros consumirían estas plantas, al menos en parte, debido a caracteres de las mismas seleccionados por el beneficio que para las plantas representaría la dispersión de sus semillas por los herbívoros. Si las partes vegetativas de las plantas herbáceas, además su labor fotosintética, cumplen la función ecológica de los frutos, se introducen numerosas complicaciones en el estudio del papel de los compuestos químicos secundarios de las plantas y en otros aspectos de la biología de las especies herbáceas.

En la formulación de su hipótesis Janzen (1984) se basó de forma explícita en multitud de observaciones y datos presentados por científicos y naturalistas, entre los que destacan los comentarios de H.N. Ridley a la larga lista de especies herbáceas encontrada por Heinitz (1915) en los excrementos de una serie de herbívoros en Suecia. Ante la centena de especies herbáceas encontradas en estos excrementos, Ridley (1930) ya sugirió que la endozoocoria debía ser fundamental

en la capacidad colonizadora de estas especies y en su amplia distribución; y que en tiempos pretéritos las grandes manadas de ungulados presentes en las regiones templadas y los trópicos jugarían el papel dispersante que modernamente tienen los herbívoros domésticos. De esta forma, el naturalista se adelantó más de medio siglo a la formulación de la hipótesis.

Entre los hechos constatados en que basó su hipótesis Janzen se encuentran:

- a) la repetida comprobación de la presencia de semillas viables en los excrementos de todo tipo de herbívoros salvajes y domésticos. La presencia de semillas viables en los excrementos de los herbívoros es un hecho puesto en evidencia en numerosas ocasiones, y del que existía ya a principio de siglo importante información (recopilada en Ridley 1930). Sin embargo, la mayor parte de las referencias tanto antiguas como modernas tratan el tema de forma prácticamente anecdótica, y contienen únicamente información descriptiva de las especies cuyas semillas se encuentran presentes en los excrementos (ej. van der Pijl 1982, las recopiladas en Janzen 1984, Soriguer 1986, Baker 1989). En éste, como en otros medios de dispersión de semillas, la investigación se ha centrado mucho más en la constatación de los agentes dispersantes que en su cuantificación o en la investigación del destino de las semillas y los efectos a nivel poblacional de la misma (Howe y Smallwood 1982, van der Pijl 1982, Janzen 1983), aunque existan también detallados estudios de estos aspectos (Livingston 1972, Herrera 1984a, Schupp *et al.* 1989, Herrera *et al.* 1994).

- b) el hecho de que entre las especies dispersadas únicamente una minoría posean frutos carnosos, mientras que la práctica totalidad corresponden a especies con frutos secos e inconspícuos, asociados tradicionalmente a una dispersión no especializada. La mayoría de las especies cuyas semillas se han encontrado en los excrementos de los herbívoros no presentan adaptaciones evidentes para ninguna forma de dispersión, por lo que habitualmente se clasifican como semácoras/barócoras. Este tipo de especies es muy frecuente en las formaciones herbáceas, llegando a dominar incluso sobre las especies anemócoras y epizoócoras, adaptadas a los medios de dispersión más habitualmente asociados con las formaciones vegetales más abiertas (van der Pijl 1982, Frantzen y Bouman 1989, Willson *et al.* 1990, Guitián y Sánchez 1992). El valor de los herbívoros

como agentes dispersantes por endozoocoria se ha puesto en evidencia en repetidas ocasiones para especies con frutos que presentan adaptaciones para la ingestión por ellos, en especial legumbres de paredes engrosadas (Janzen 1982a, 1983, Miller 1993), y algo similar podría estar ocurriendo con muchas de las especies semácoras/barócoras.

- (c) la relación inversa de la supervivencia de las semillas respecto de su tamaño y de la duración de su estancia en el interior del tubo digestivo del herbívoro. La relación inversa entre el tamaño de la semilla y la supervivencia a la endozoocoria podría ejercer una presión selectiva sobre este carácter en las especies dispersadas por los herbívoros. Las semillas de mayor tamaño tienen un mayor riesgo de ser escupidas o trituradas durante la masticación (Staniforth y Cavers 1977, Russi *et al.* 1992a, Miller 1993), y pueden ser retenidas un mayor tiempo en el tracto digestivo de los herbívoros, facilitando su degradación (Janzen *et al.* 1985, Montague y van Soest 1985, Hume 1989). Además, las semillas de mayor tamaño pueden ser predadas en los excrementos si se encuentran en ellos en grandes concentraciones (Janzen 1982b). La posesión de cubiertas resistentes y una cierta impermeabilidad de las mismas pueden evitar también la digestión (Gardener *et al.* 1993a), y llevar a que la endozoocoria favorezca secundariamente la presencia de letargos. En este sentido, se ha comprobado la relación inversa entre el tamaño de las semillas y la posesión de letargos (Thompson *et al.* 1991).

- (d) la supervivencia de entre un 1% y un 50% de las semillas ingeridas, lo que puede equipararse a las pérdidas asociadas a otras formas de dispersión que con frecuencia se consideran especializadas. La pérdida de entre un 50% y un 99% de las semillas por este medio de dispersión puede no ser incompatible con una especialización del mismo. Las tasas de predación de semillas se encuentran con frecuencia entre estos valores (Janzen 1971), incluso en algunos casos de especies con adaptaciones para la dispersión de sus semillas lejos de las plantas que las producen (Whelan *et al.* 1991). Además, las especies herbáceas se encuentran en general entre las productoras de un alto número de semillas de pequeño tamaño debido a las condiciones en que se desarrollan (Baker 1974).

- y (e) la importancia que puede tener el proceso tanto desde el punto de vista numérico como cualitativo por la dispersión de semillas dentro y entre

comunidades vegetales. Aunque estos aspectos han sido menos estudiados, es obvio que la endozoocoria puede facilitar la dispersión de las semillas a larga distancia, facilitando el flujo entre comunidades vegetales y entre hábitats idóneos para las especies pero aislados (Howe y Smallwood 1982, Herrera 1991, Primack y Miao 1992). Este beneficio puede ser también extensible a la dispersión interior a la comunidad herbácea, ya que se ha constatado la limitada distancia alcanzada por la anemocoria en las comunidades herbáceas (Baker 1989, Peart 1989a, Herrera 1991, Milberg 1993).

La dispersión endozoócica de especies herbáceas por los herbívoros puede ser el resultado de un afinado proceso coevolutivo, o reflejar únicamente la contaminación del alimento de los herbívoros con semillas y la incapacidad de éstos para digerirlas en su totalidad. A este respecto, Janzen (1984) apuntó una serie de consideraciones que hacían probable el carácter adaptativo y coevolucionado de la endozoocoria por herbívoros para las especies herbáceas, y señaló las dificultades existentes tanto para aceptar como para investigar este hecho.

Por una parte, el consumo de las plantas (herbáceas o no) por los herbívoros lleva millones de años ocurriendo, y el hábitat de las plantas heliófilas en tiempos preagrícolas debía estar asociado a perturbaciones, encontrándose por tanto reducido a localidades muy dispersas y de extensión reducida (Harper 1977, Baker 1974, ver no obstante Costa *et al.* 1990, Gómez 1991). Por ello, estas especies vegetales dependerían para el mantenimiento de sus poblaciones de una gran movilidad de sus semillas entre perturbaciones, ya que la baja frecuencia de aparición de las mismas no favorecería la espera en forma aletargada en el lugar de producción. El hecho de que los herbívoros sean agentes productores de perturbaciones, y el que con frecuencia se congregan en ellas (Coughenour 1991), reforzaría el interés para las especies herbáceas de la dispersión de sus semillas con estos animales, que podrían jugar el papel de vectores especializados de semillas entre perturbaciones (Howe y Smallwood 1982, Herrera 1991).

Por otra parte, la profunda alteración de los sistemas naturales por el hombre y el aumento desmedido de las perturbaciones de origen antrópico complican el estudio de la dispersión de semillas de especies herbáceas por los herbívoros. En la actualidad estas plantas viven preferentemente en medios

alterados por el hombre, de los que se han suprimido tanto la comunidad de herbívoros como la matriz de relaciones interespecíficas existente originalmente. En esta situación no es infrecuente encontrar paradojas en la ecología reproductiva de las especies, como que el principal (y casi único) agente dispersivo de mediana y gran distancia de las especies herbáceas en los prados holandeses sea la maquinaria agrícola (Baker 1989). Además, la mayor parte de los caracteres favorecidos por la endozoocoria son similares a los esperados en medios perturbados, lo que sugiere una evolución de los mismo bajo condiciones parecidas a las que encuentran hoy en día las especies herbáceas. Por último, a estas complicaciones se suma la dificultad de aceptar que el consumo de las partes verdes de una planta pueda ser beneficioso para la misma (Crawley 1993).

De forma resumida, los caracteres esperables en las plantas evolucionadas para favorecer la endozoocoria por herbívoros serían los siguientes: (a) las plantas han de ser comestibles, al menos en el momento en que poseen semillas maduras, y de calidad suficiente para que el herbívoro las ingiera; (b) la ingestión del follaje debe asegurar la toma de semillas, por lo que éstas deben mantenerse en la planta una vez maduras y encontrarse más o menos entremezcladas con las partes verdes de la planta; (c) las semillas deben ser suficientemente pequeñas y duras para no ser escupidas y para sobrevivir a la masticación, y deben tener cubiertas suficientemente resistentes para evitar la digestión, lo que puede asociarse a la posesión de letargos que impidan la imbibición de las semillas en el tracto digestivo; y por último (d), las especies deben ser capaces de crecer y reproducirse en los lugares perturbados que frecuentan los herbívoros. Por supuesto, no es probable que todos estos caracteres se den a la vez en una especie, ya que existe gran número de opciones alternativas, como el que una especie se favorezca situando sus semillas entre el follaje de otras, o que el atractivo para los herbívoros sea la digestión de parte de las semillas. Además, las especies se encuentran ante presiones selectivas opuestas (*trade-offs*) de caracteres que pueden ser beneficiosos para la endozoocoria pero perjudiciales en otros aspectos (p.e. defensas químicas, Vicari y Bazely 1993).

Si es cierto que las plantas herbáceas y los herbívoros mantienen una relación mutualista basada en la dispersión de semillas a cambio de la ingestión de las partes verdes de las plantas, se introducen una serie de complicaciones en la interpretación de las relaciones entre las plantas y los herbívoros. En concreto, los análisis de los caracteres de las plantas como el tamaño y forma de sus semillas,

la morfología y función de las fructificaciones, la ecología de la germinación y la posesión de letargos por las semillas, y las defensas químicas de plantas y semillas pueden verse alteradas si dichos caracteres han evolucionado, al menos en parte, empujados por la conveniencia de que las semillas sean ingeridas y dispersadas por los mamíferos herbívoros. También los análisis de la vegetación y de su relación con los herbívoros pueden verse alterados. Así, las plantas de sitios abiertos que germinen rápidamente de los excrementos pueden beneficiarse de los altos niveles de nutrientes y de la supresión de las plantas subyacentes a los excrementos, de forma que las especies ruderal-nitrófilas que aprovechan los altos niveles de recursos (nutrientes y luz) de las áreas perturbadas por los animales pueden estar demostrando una gran adaptación para la explotación de un medio especial, y no el carácter ecléctico y oportunista que tradicionalmente se les ha otorgado (Harper 1977, Baker 1979, Grime 1979). Otro tanto sería aplicable a las especies de otros hábitats fragmentarios y de localización imprevista pero frecuentemente utilizados por los herbívoros, como aquéllos relacionados con puntos de agua dentro de áreas desprovistas de ella o los claros de formaciones boscosas. Por último, la interpretación de otros aspectos del funcionamiento de las comunidades herbáceas, como los mecanismos que regulan su diversidad, se vería alterada si los herbívoros actuaran como pascicultores, facilitando el mantenimiento de ciertas especies mediante su resiembra continua.

La hipótesis de Janzen apenas ha sido sometida a investigación, y los pocos análisis efectuados sobre la misma en los cinco años posteriores a su publicación (Welch 1985, Collins y Uno 1985, Dinerstein 1989) mostraban a los herbívoros como pobres dispersantes de semillas de especies herbáceas. El único estudio sistemático de la endozoocoria de herbáceas por herbívoros y de su efecto en las comunidades vegetales (Welch 1985) apuntaba a que este proceso tuviese una importancia muy marginal. Pese a que el número de especies germinado por Welch de los excrementos de vaca, ciervo, oveja, liebre europea y variable (*Lepus europaeus* y *L. timidus*), conejo y lagópodo escocés (*Lagopus lagopus scoticus*) fuese bastante alto (88 especies), todas ellas aparecían en densidades prácticamente despreciables, y el seguimiento de los excrementos en el campo mostraba que el papel jugado por las semillas incluidas en los excrementos sobre las comunidades vegetales era muy reducido. Tanto Collins y Uno (1985) como Dinerstein (1989) encontraron mínimas densidades de semillas en los excrementos de herbívoros, y

no profundizaron más en su análisis. Debido a ello, dichos estudios concluían básicamente que la endozoocoria por herbívoros podría ser un proceso con importancia únicamente accidental por la dispersión de alguna semilla a larga distancia. Las críticas más contundentes a la hipótesis (Collins y Uno 1985) defendían que los regímenes naturales de perturbación y predación de semillas en las praderas norteamericanas no serían los adecuados para favorecer la evolución de adaptaciones para este tipo de dispersión.

3. ¿Por qué estudiar la endozoocoria?

Tres fueron las razones principales para la iniciación de este trabajo: (a) la idoneidad de los ecosistemas mediterráneos para estudiar las interacciones entre herbívoros y plantas, y para que en ellos se cumpla la hipótesis del *Foliage-as-fruit*, ya que su explotación ganadera se remonta varios miles de años y la transición hacia el sistema actual de manejo se ha hecho muy progresivamente y manteniendo en su esencia el carácter natural de las comunidades vegetales (Aschmann 1973, Gómez 1991); (b) el desconocimiento que existía de proceso, tanto a nivel general como en el caso concreto de los pastizales del Centro de la Península, de los que habían sido estudiados multitud de aspectos en el Departamento Interuniversitario de Ecología (ej. Ruiz *et al.* 1981, de Pablo *et al.* 1982, Castro *et al.* 1986, Pineda *et al.* 1987); y (c) la percepción subjetiva de que la endozoocoria por herbívoros podría ser un proceso muy activo en el área de estudio.

De forma previa al inicio de los experimentos que se exponen en este trabajo, se llevaron a cabo una serie de pruebas y observaciones de campo sobre el funcionamiento del proceso en los pastizales del área de estudio. Tanto las pruebas como las observaciones indicaron que, efectivamene, la endozoocoria por mamíferos herbívoros era un proceso cuya importancia merecía evaluarse con cierto detalle.

Como parte de este proceso exploratorio, en el otoño de 1989 se recolectaron en el Castillo de Viñuelas excrementos de conejo, gamo, ciervo y vaca, que se pusieron a cultivar en el invernadero. En el conjunto de las muestras (3 muestras de vaca y 6 del resto de los animales, de 10 g. las de los tres

ungulados y de 3 g. las de conejo) germinaron un total de 35 especies. Entre ellas se dominaban algunas de las especies más frecuentes en los pastizales de la finca (*Polycarpon tetraphyllum*, *Spergularia purpurea*, *Sisymbrium runcinatum*, *Arenaria leptoclados*, *Stellaria media* y *Trifolium suffocatum*). En estas muestras se encontraron también importantes densidades de semillas de jara (*Cistus ladanifer*) y una semilla de zarza (*Rubus* sp.), lo que sugería que la endozoocoria por herbívoros pudiese jugar un papel en la ocupación de los pastizales por especies leñosas.

Entre las observaciones de campo, llamaron la atención el descubrimiento de plántulas de jara germinando de excrementos de ciervo, y el crecimiento sobre las boñigas de vaca de una serie de especies herbáceas, que provenían de semillas dispersadas en el excremento como podía observarse al disgregarlo.

4. Avances más recientes

Con posterioridad al inicio de este trabajo (invierno de 1989-90), se han publicado una serie de estudios que han ampliado de forma notable el conocimiento sobre la endozoocoria de especies herbáceas por los herbívoros, y que se complementan con algunos aspectos tratados aquí.

Jones *et al.* (1991) analizaron el contenido de semillas de los excrementos de vaca en pastizales de Queensland (Australia), encontrando estacionalmente una gran densidad de semillas en ellos (hasta más de 20 semillas/g.), especialmente en situaciones de sobrepastoreo. De sus resultados concluyeron que la diseminación de semillas en los excrementos de vaca contribuye a la capacidad invasora en estos pastizales de dos especies (*Digitaria didactyla* y *Axonopus affinis*).

Middleton y Mason (1992) encontraron en los excrementos de nilgai (*Bos tragocamelus*), cebú (*Bos indicus*) y jabalí (*Sus scrofa*) de la India semillas de entre 34 y 38 especies herbáceas, lo que contrasta con el bajo número de semillas contabilizado por Dinerstein (1989) en los excrementos de herbívoros de un área próxima en el Nepal. Este último autor constató posteriormente el crecimiento en las letrinas de rinoceronte (*Rhinoceros unicornis*) de las especies cuyas semillas se dispersan en sus excrementos, lo que da lugar a la generación de un patrón

espacial de la vegetación directamente asociado a la endozoocoria (Dinerstein 1991).

El análisis de los excrementos de conejo (*Sylvilagus bachmani* y *S. auduboni*) en un área de California (Zedler y Black 1992) mostró la importancia que puede tener la endozoocoria para la dispersión de semillas de especies higrófilas entre charcas temporales distantes entre sí, pese a que la densidad de semillas en los excrementos sea bastante baja (menos de 1 semilla/g.).

En un área del Mediterráneo oriental, Russi *et al.* (1992a, b) estudiaron la ingestión y dispersión de las semillas de tres tréboles (*Trifolium stellatum*, *T. tomentosum* y *T. campestre*) por la oveja, comprobando el importante impacto que tiene la ingestión de semillas sobre los bancos de semillas, la presencia de hasta 30 semillas/g. en los excrementos, la relación inversa entre tamaño de las semillas y su supervivencia (entre el 23% y el 59%), y el aumento de la porción de semillas directamente germinables tras el paso por el tracto digestivo de este animal.

Gardener y colaboradores (Gardener 1993, Gardener *et al.* 1993a, b) analizaron diferentes aspectos de la diseminación de semillas de especies herbáceas (en su mayoría tropicales) por la vaca en Queensland (Australia). Entre sus conclusiones más destacables se encuentra la constatación de que la supervivencia de las semillas es muy dependiente de la posesión de letargos que eviten su germinación (y digestión) en el interior del herbívoro, lo que lleva a que únicamente algunas leguminosas puedan verse favorecidas por la dispersión endozoócora. En el caso de cuatro leguminosas del género *Stylosanthes* (*S. hamata*, *S. scabra*, *S. guianensis* y *S. viscosa*), un estudio más detallado de la endozoocoria muestra que hasta un 8% de las semillas producidas en el pastizal pueden ser dispersadas por la vaca, y que esta dispersión puede facilitar la colonización de áreas en que estaba ausente. Un análisis de algunas características de las especies muestra que responden a las sugeridas por la hipótesis del *foliage-as-fruit*.

Por último, el análisis de una serie de muestras de excrementos de oveja recogidos en diferentes áreas de la Península Ibérica (Peco *et al.* 1993, Malo 1994) constató la dispersión de gran cantidad de semillas de más de 40 especies por este animal, la preponderancia entre ellas de las leguminosas, y la diseminación de un mayor número de semillas en los pastizales dominados por terófitos de los sustratos ácidos que en las comunidades de los páramos calizos.

A éstos, hay que añadir los trabajos recientemente publicados sobre la capacidad de las semillas dispersadas endozoócoramente para introducir especies en los pastizales (Malo y Suárez 1994), de la importancia de las semillas dispersadas en los excrementos de los conejos sobre los bancos de semillas de pequeñas perturbaciones del pastizal (Malo *et al.* 1995), y del papel jugado por las semillas incluídas en las boñigas de vaca en la regeneración del pastizal en las perturbaciones generadas por ellas (Malo y Suárez 1995), parte de los cuales se han incluído en la presente tesis.

5. Organización de la investigación y del texto

Dos fueron las formas propuestas por Janzen (1984) para comprobar la hipótesis del *foliage-as-fruit*: el análisis detallado de los caracteres de las plantas herbáceas de los pastizales, y el estudio de la dispersión endozoócora y de su efecto en las comunidades vegetales. Dichos estudios deberían llevarse a cabo en áreas con un grado de naturalidad suficiente para suponer que en ellas actúen fuerzas similares a las que estuviesen sometidas las comunidades animales y vegetales primigenias.

En el planteamiento de este trabajo, se decidió utilizar el segundo enfoque de los propuestos por una serie de motivos. Por una parte, en el momento de iniciarse el trabajo el desconocimiento de qué semillas podrían ser dispersadas por los herbívoros en el área de estudio era prácticamente absoluto. Por ello, el paso inicial imprescindible era la descripción cuantitativa y cualitativa del proceso. Además, la existencia de estudios previos sobre diferentes aspectos de los pastizales en el área hacía conveniente realizar una investigación complementaria de ellos. Frente a esto, el análisis de detalle de los caracteres de las especies no parecía una forma adecuada de iniciar la indagación del efecto de la endozoocoria, sino una etapa posterior de la misma que pudiera derivarse de la cuantificación del proceso. Este análisis posterior se vería complicado además por la conjunción en las variables estudiadas de problemas filogenéticos con las fuerzas selectivas que fuesen objeto de estudio (Harvey y Pagel 1991, Jordano 1995), y muchas de las variables que hubiesen de medirse (selectividad de los herbívoros, supervivencia a la digestión, posesión de letargos...) serían de difícil cuantificación.

Por otra parte, se consideró que el área de estudio contenía una densidad y variedad de herbívoros en libertad, y una diversidad de especies vegetales, suficiente para poder estudiar en ella la endozoocoria y sus efectos sobre las comunidades vegetales de una forma adecuada. Además, las dehesas de la Península se encuentran sometidas a una explotación secular que continúa hoy día sin cambios muy drásticos (Aschmann 1973, Gómez 1991), y se ha defendido repetidas veces el carácter seminatural de las formaciones boscosas abiertas de este tipo (Costa *et al.* 1990, Gómez 1991).

Los objetivos generales de este trabajo, por tanto, se centran en (a) la descripción de la dispersión endozoócora por mamíferos herbívoros en el Castillo de Viñuelas, (b) el análisis algunos de los efectos más importantes de la endozoocoria por herbívoros en las comunidades vegetales estudiadas, y (c) el estudio más detallado del papel jugado por la endozoocoria en las poblaciones de un par de especies. Para ello, se han combinado una serie de pruebas en campo, en las que la influencia del investigador es mínima, con otras bajo condiciones más controladas (y menos reales) que permiten tanto un seguimiento más detallado de los procesos como el aislamiento y análisis de algunos de ellos.

Consecuentemente con el planteamiento, el texto se ha organizado en capítulos más o menos independientes, que van profundizando en una secuencia lógica en el proceso estudiado. Dada la autonomía existente entre capítulos, éstos incluyen tanto la descripción de su metodología particular como la discusión de los resultados y un breve apartado de las conclusiones más importantes derivadas de ellos.

Tras un capítulo dedicado a la descripción del área de estudio y las metodologías usadas de forma repetida (Capítulo 2), se realiza la descripción de la endozoocoria por herbívoros, que ocupa los dos capítulos siguientes. El Capítulo 3 se centra en las especies contenidas en los excrementos, tanto de su variación temporal y entre herbívoros, como de las relaciones de las semillas dispersadas con las producidas por el pastizal, y las de los herbívoros como dispersantes entre sí. La cuantificación de las semillas dispersadas por los herbívoros en la finca se trata en el Capítulo 4, introduciéndose de esta forma los aspectos numéricos y espaciales de la endozoocoria en las comunidades vegetales.

Posteriormente, se analizan los efectos de las semillas dispersadas endozoócoramente sobre las comunidades vegetales, empezando por su efecto sobre los bancos de semillas (Capítulo 5), y continuando por sus efectos sobre la

vegetación adulta (Capítulo 6). Para terminar el estudio de los efectos de la endozoocoria por herbívoros, se incluyen dos estudios realizados sobre sendas especies, con los que se pretende aproximar más el efecto que puede tener el proceso estudiado sobre las poblaciones de algunas especies concretas (Capítulo 7).

Por último, se presenta una síntesis de conclusiones seguida de una pequeña revisión de algunas implicaciones de las mismas (Capítulo 8).

Capítulo 2.

Area de estudio y metodología general

1. Area de estudio

El estudio se ha realizado en la finca Castillo de Viñuelas (40° 37' N, 3° 38' W), situada a escasos 20 Km. al Norte de Madrid capital y colindante con la ciudad de Tres Cantos y el Coto Nacional de Caza de El Pardo, a una altitud media de 670 m.s.n.m. Toda ella se encuentra en la cuenca del Río Jarama, al que desagua el único curso fluvial permanente de la finca, el Arroyo del Bodonal. Este arroyo mantiene cierto caudal todo el año debido al vertido de la ciudad de Tres Cantos, y pasa a denominarse Arroyo Viñuelas a partir de su unión con el Arroyo de la Parrilla en el interior de la finca.

De las 3.000 Ha. de que dispone la finca, aproximadamente 2.350 se encuentran dedicadas a la explotación ganadero-cinegética y es en las que se ha centrado el presente estudio. El resto de la superficie está cultivada, la mayoría con cereales de secano en un sistema de año y vez, y una mínima proporción con especies forrajeras en regadío. En ella se alimentan las ovejas existentes en la finca, y en verano, después de la recolección, también los ungulados.

1.1. Características generales

La finca se asienta sobre las arcosas miocénicas (terciarias) de la Facies Madrid provenientes de la erosión de la Sierra de Guadarrama, y a unos 7 km. del borde de la rampa en que afloran los materiales cristalinos de la Sierra. La deposición de los materiales erosionados tuvo lugar de forma diferencial, con los elementos más finos en el centro de la Depresión del Tajo y los más gruesos en las proximidades del Sistema Central. Por ello, las arcosas del área de estudio poseen

una alta proporción de elementos gruesos y únicamente de forma puntual aparecen lentejones ricos en arcillas. Estos sustratos, fácilmente deleznable, han dado origen a formas de paisaje onduladas, compuestas por una sucesión de lomas y vaguadas de unos 500 m. de anchura y 20-30 m. de desnivel.

En las zonas más bajas, a ambos lados de los arroyos del Bodonal, de la Parrilla y de Viñuelas, existen terrazas cuaternarias (de 100-200 m. de anchura) formadas principalmente por cantos, arenas y limos. La mayor parte de estas terrazas han sido disectadas por los arroyos, que actualmente discurren alrededor de un metro por debajo del nivel de las terrazas encajados en cauces estrechos.

Los sustratos se caracterizan por su pobreza en nutrientes y por una gran capacidad de infiltración debida a su textura gruesa, dando lugar a suelos oligotróficos de carácter ácido con un desarrollo limitado del horizonte B (tierras pardas meridionales, Kubiena 1953). Los suelos son bastante homogéneos, aunque existen gradientes asociados a la geomorfología de los sistemas ladera-vaguada. Así, en las vaguadas se pueden delimitar zonas altas en que dominan los procesos erosivos, zonas intermedias de transporte, y zonas bajas de deposición de los elementos finos y nutrientes arrastados de las partes más altas (Ruiz *et al.* 1981).

El área se encuentra sometida a un clima mediterráneo de características contrasadas por su situación muy en el interior de la Península. Los climogramas de las dos estaciones más próximas (Figura 2.1) muestran las principales características climáticas del Castillo de Viñuelas, como un prolongado período seco estival y una concentración de las precipitaciones en otoño y primavera. Teniendo en cuenta las distancias que separan la finca de ambas estaciones (16 km. de Barajas y 14 km. de Colmenar Viejo), puede suponerse por interpolación lineal que la precipitación debe rondar los 440 mm. anuales, la temperatura media los 13,5° C, y el período seco unos tres meses y medio (junio-mediados de septiembre). Con estos parámetros, el área queda englobada dentro del piso mesomediterráneo seco (Rivas-Martínez 1987).

Los años en los que se ha realizado el trabajo han sido en su mayor parte más secos de lo normal (Figura 2.2). Los ombrogramas de los años agrícolas estudiados, coincidentes con los ciclos vegetativos de los pastizales, muestran que 1989-90 fué un año bastante más húmedo de lo normal, mientras que el resto de los años fueron más secos. Entre estos años más secos, las precipitaciones a lo largo del período vegetativo estuvieron más repartidas en el año 1990-91, mientras

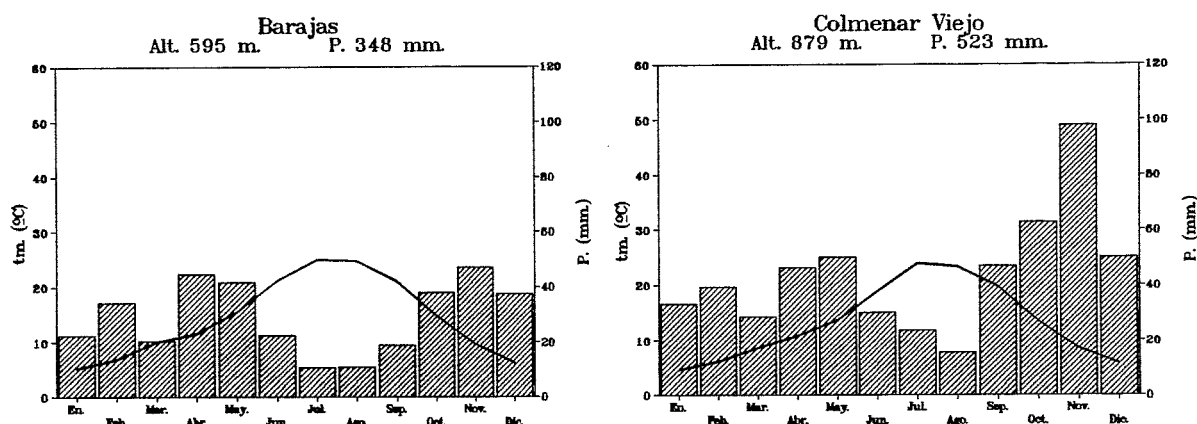


Figura 2.1. Climogramas de las dos estaciones más próximas al Castillo de Viñuelas. Barajas, período 1980-94, 13 años; Colmenar, 1980-93, 12 años (datos del Instituto Nacional de Meteorología).

que la sequía invernal fué más acusada en el resto de los ciclos vegetativos, especialmente en el de 1991-92.

1.2. Las comunidades vegetales

La finca se encuentra enclavada en el territorio potencial del encinar carpetano mesomediterráneo (*Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae*, Rivas-Martínez 1987), caracterizado por la pobreza de especies leñosas acompañantes de las dos arbóreas que dan nombre a la asociación. El fuerte contraste climático verano-invierno y la pobreza de los sustratos llevan a que las jaras pringosas (*Cistus ladanifer*) sean prácticamente los únicos arbustos de mediano porte acompañantes de este encinar, aunque aparezcan dispersas algunas retamas de bolas (*Lygos spaerocarpa*), torviscos (*Daphne gnidium*), olivillas (*Phillyrea angustifolia*) y retamas negras (*Cytisus scoparius*, la nomenclatura de las especies vegetales sigue en todo momento a Tutin *et al.* 1964-80). Cantuesos (*Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*), mejoranas (*Thymus mastichina*), tomillos (*T. zygis*) y bolinas (*Santolina rosmarinifolia*) son los únicos caméfitos relativamente frecuentes en las etapas de degradación de la serie. En los fondos de las vaguadas más húmedas, y en las terrazas altas cuaternarias, las encinas se asociarían con algunos quejigos (*Quercus faginea*), y en las terrazas más próximas a los arroyos, aprovechando la humedad edáfica, se asentarían fresnedas de *Fraxinus angustifolia*. En estas áreas

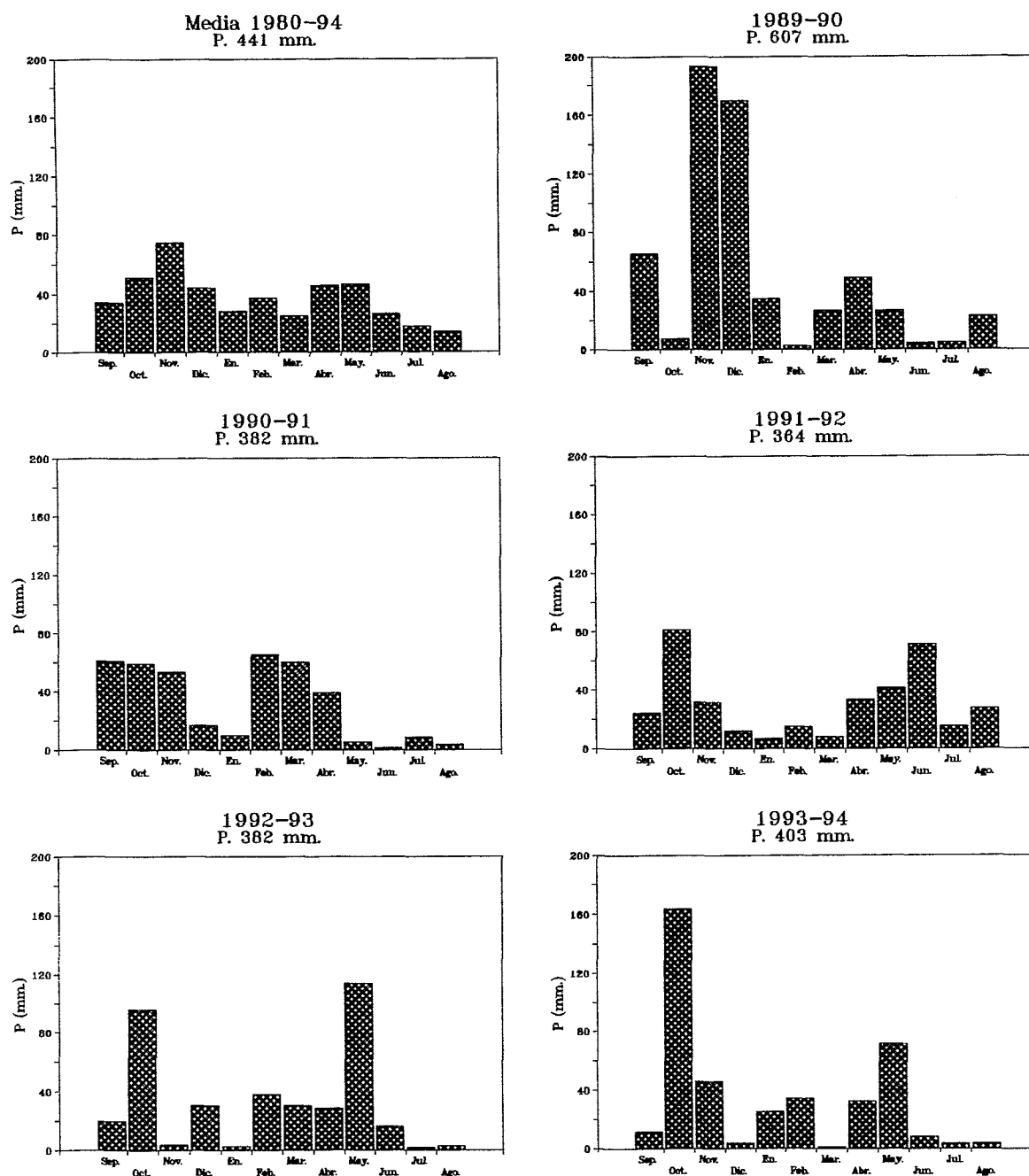


Figura 2.2. Ombrogramas del Castillo de Viñuelas en los años agrícolas en que se han llevado a cabo muestreos en la finca, y media para el período 1980-94. Los datos se han obtenido por interpolación lineal de los recogidos por el Instituto Nacional de Meteorología en las estaciones de Barajas y Colmenar Viejo.

de mayor humedad, rosas (*Rosa* spp.), majuelos (*Crataegus monogyna*) y zarzas (*Rubus* spp.) formarían el estrato arbustivo del bosque, y en los bordes de los arroyos crecerían juncuales dominados por *Scirpus holoschoenus* y *Juncus inflexus*.

En la actualidad el tapiz vegetal de la finca se encuentra muy influenciado por el uso tradicional de la misma, en especial la explotación ganadera y el carboneo. Como consecuencia de ello, se pueden distinguir cuatro formaciones vegetales principales, que corresponden prácticamente con los sectores equipotenciales para el uso del ganado definidos por de Miguel (1988).

La mayor parte de los encinares de las partes altas de las lomas se encuentran transformados en jarales densos, en los que la cobertura arbórea es bastante variable y está formada principalmente por encinas de pequeño y mediano porte. Esta formación ocupa aproximadamente el 36% de la superficie de la finca (de Miguel 1988) y es el fruto de la explotación de leñas y carbón (de encina y jara) que se realizaba en la finca hasta hace tres décadas.

El resto de las formaciones vegetales dominantes de la finca son principalmente el resultado de la explotación ganadera. Las laderas de las lomas y los fondos de las vaguadas laterales de los arroyos principales están cubiertas por un dosel de encinas de mediano y gran porte con un típico aspecto adehesado. Bajo estas encinas se desarrollan pastizales dominados por especies anuales, que son colonizados de forma natural por diversas matas, en especial tomillos, bolinas y jaras. A fin de evitar la colonización, el suelo es roturado periódicamente, lo que da lugar a que los pastizales de las dehesas formen un mosaico de áreas en diferentes estados sucesionales (Pineda *et al.* 1981). Las partes más onduladas, en las que la roturación es más ocasional y el cuidado de las encinas ha sido menos continuo, están cubiertos por matorrales mixtos de las especies ya mencionadas con una cobertura media-alta de encinas de tamaño medio y ocupan aproximadamente el 22% de la finca. Las áreas más llanas, con grandes encinas dispersas y pastizales libres de matas, cubren aproximadamente el 26% de la superficie del Castillo de Viñuelas (de Miguel 1988).

El 16% restante de la finca corresponde a las terrazas más bajas, ocupadas por fresnedas más o menos densas formadas por árboles de tronco grueso y bajo, resultado de su trasmoche para alimentar al ganado con el ramón obtenido de la poda. La mayor parte de la superficie de fresnedas está cubierta por pastizales, si bien existen juncas de mayor o menor extensión en los bordes de los cauces, tanto de los arroyos permanentes como de los temporales.

1.3. Los pastizales de la finca

Los pastizales del Castillo de Viñuelas están en su mayor parte formados por especies anuales y pertenecen a diferentes clases de las definidas como características sobre sustratos oligotróficos por Rivas-Goday y Rivas-Martínez (1963). El ciclo vital del pastizal comienza tras las primeras lluvias intensas del otoño, cuando se produce la germinación de las semillas y el rebrote de las especies perennes. El crecimiento tiene lugar a lo largo del otoño y se lentifica durante el período invernal más frío y seco. Las lluvias primaverales y la suavización de las temperaturas reactivan el desarrollo del pastizal, que inicia su floración a la salida del invierno y alcanza su máximo alrededor del mes de mayo. A partir de este momento el pasto fructifica y se agosta, permaneciendo verdes durante más tiempo únicamente algunas plantas de ciclo típicamente estival.

En las zonas más estables y algo nitrificadas, allá donde pasta intensamente el ganado y no se ha roturado en muchos años, se establecen pastizales dominados por *Poa bulbosa* y *Trifolium subterraneum*. Este tipo de pastizal, el característico de los majadales, no es muy abundante en la finca por la práctica de roturaciones (poco frecuente en la actualidad), la pobreza de muchas áreas, y el exceso de perturbación de los puntos en que se concentra el ganado.

Las zonas de acumulación de nutrientes y máxima perturbación por el ganado, especialmente frecuentes en los fondos de las vaguadas y a la sombra de algunas encinas, están cubiertas por comunidades nitrófilas en las que las especies más características son *Poa annua*, *Stellaria media*, *Hordeum murinum*, *Sisymbrium runcinatum* y *Urtica urens*. Mientras, en las áreas más pobres de las partes altas de las laderas se desarrolla un pasto ralo en el que son típicas *Asteriscus aquaticus*, *Tuberaria guttata* o *Crassula tillaea*; y las laderas sometidas a roturaciones periódicas están cubiertas por diferentes pastizales seriales con una mínima cobertura de *Poa bulbosa*, en los que destacan por su abundancia entre otras una serie de especies del género *Vulpia*, *Biserrula pelecinus*, *Erodium cicutarium*, *Geranium rotundifolium*, *Trifolium suffocatum*, *T. tomentosum* y *Brassica barrelieri*.

Este último tipo de pastizales es el más extendido en la finca y ha sido intenso objeto de estudio por parte del Departamento de Ecología de la U.A.M., principalmente centrado en la variabilidad espacio-temporal de los mismos, y de

su respuesta a las perturbaciones (González-Bernáldez y Pineda 1980). De estas investigaciones se deduce que los elementos determinantes de la composición y estructura de los pastizales son por una parte los asociados al tiempo transcurrido desde la última roturación, y por otro la existencia de gradientes geomorfológicos de ladera-vaguada (Ruiz *et al.* 1981, Pineda *et al.* 1981, de Pablo *et al.* 1982, Pineda *et al.* 1987, Peco *et al.* 1991). Sobre estos factores principales de variación se superponen las anomalías producidas por el efecto del arbolado y por la existencia de puntos con características edáficas diferenciadas, como puedan ser lentejones de arcilla o gravas (Rivas-Martínez *et al.* 1980). Existen además variaciones espaciales de menor extensión que determinan el patrón espacial de los pastos a menor escala (Galiano 1983, Castro *et al.* 1986).

Sobre todos estos elementos de variación juega un papel primordial la meteorología particular del año (Peco *et al.* 1983a, b, Peco 1989), que parece tener un papel más importante que otros factores externos en la regulación de la comunidad (Acosta *et al.* 1992). Las condiciones meteorológicas de cada año afectan a la productividad y a la composición del pastizal tanto por su influencia en la regeneración otoñal de las especies a partir del banco de semillas como por la supervivencia de las plantas hasta la primavera (Espigares 1994, Espigares y Peco 1993, 1995).

Los bancos de semillas, a partir de los que se regenera la comunidad vegetal en otoño, también responden a estos factores, tanto a los gradientes ambientales y al pastoreo (Ortega 1994), como a la sucesión (Levassor *et al.* 1990, Peco *et al.* 1993), y a la climatología del año (J. Traba y M. Ortega, *datos inéditos*).

1.4. Los herbívoros

En este trabajo se analiza la dispersión por los cuatro mamíferos herbívoros más abundantes del Castillo de Viñuelas, el conejo (*Oryctolagus cuniculus* L.), el gamo (*Dama dama* L.), el ciervo (*Cervus elaphus* L.) y la vaca (*Bos taurus* L.).

El conejo es posiblemente el herbívoro más característico de los ecosistemas mediterráneos de la Península Ibérica, además de una especie clave en gran parte de las áreas que habita (Soriguer 1981, Jaksic y Fuentes 1991). Este lagomorfo es el herbívoro de menor tamaño entre los estudiados (900-1.200 g. de peso adulto,

Soriguer 1981), y se encuentra en la finca en gran densidad. En el año 1991-92 su densidad media en la finca osciló entre 63 y 179 animales/10 Ha. (*datos inéditos*, siguiendo a Wood 1988), pese a que para este momento la población había sufrido ya una apreciable disminución respecto a la de los años previos a la aparición de la neumonía hemorrágica vírica. Antes de la irrupción del brote epidémico, en la finca se cazaban alrededor de 200 conejos/10 Ha., llegándose algunos años hasta los 300 conejos/10 Ha. (A. Cid, *comunicación personal*).

Los conejos viven en grupos organizados alrededor de madrigueras comunales, aunque existen individuos que no hacen uso de ellas, y durante su alimentación rara vez se distancian más allá de 100 m. del centro de su área de campeo, de unos 1.000 m² (Soriguer 1983, Cowan 1991, Gibb 1993). La dieta del conejo es muy variada y en general poco selectiva (Bhadresa 1977, Soriguer 1983), aunque esta falta de selectividad se deba en parte a la competencia con otros herbívoros (Rogers *et al.* 1994). Un último dato interesante para el tema tratado en este estudio es la costumbre de los conejos de defecar prioritariamente en ciertas áreas desprovistas de vegetación (letrinas), en las que se depositan alrededor del 60% de los excrementos (Gibb 1993).

El gamo y el ciervo son los dos cérvidos presentes en el Castillo de Viñuelas, y los herbívoros de mediano tamaño tratados en este estudio. Ambos son objeto de explotación cinegética y se encuentran en la finca en densidades muy altas (Braza *et al.* 1994), aproximadamente 28 gamos/100 Ha. y 14 ciervos/100 Ha. (A. Cid, *comunicación personal*).

El ciervo es apreciablemente más grande que el gamo (45-120 kg. frente a 35-70 kg., Venero 1984), pero la diferencia de tamaño no se corresponde con su especialización alimentaria tal y como es norma general entre los herbívoros (Montangue y van Soest 1985, Hume 1989). Así, el ciervo es considerado un herbívoro de dieta mixta (pastador y ramoneador), mientras el gamo tiene características típicas de pastador (Hofman 1989). Estas diferencias se ven reflejadas tanto en los estudios comparados de la dieta de ambos en simpatria (Palacios *et al.* 1980, Venero 1984, Braza y Alvarez 1987, Kerridge y Bullock 1991), como en la observación habitual del carácter más montaraz del ciervo, que lo lleva a habitar principalmente en el interior de formaciones arbustivas. Los estudios llevados a cabo en el Parque Nacional de Doñana muestran que la dieta del gamo está formada principalmente gramíneas obtenidas de los pastizales, y que la contribución de los arbustos de los matorrales y los juncos de los bordes de la

marisma tienen una importancia mucho menor. El análisis de la dieta del ciervo en la mismo territorio, por su parte, muestra el carácter de herbívoro de dieta mixta consistente en una combinación más o menos equilibrada de arbustos (principalmente *Halimium halimifolium*) y gramíneas, con cierta importancia también de plantas de la marisma.

Las vaca, el herbívoro de gran tamaño (500-600 kg., Sánchez 1981) incluido en el estudio, está presente en el Castillo de Viñuelas por un hato de unas 400 avileñas que pastan libremente por la finca en grupos más o menos grandes. Su dieta, predominantemente herbácea, es la más generalista de los cuatro animales estudiados (Hofman 1989), y es suplementada con el ramón de fresno o con forrajes (paja, alfalfa) en los momentos de mayor escasez. Los grupos se concentran con gran frecuencia alrededor de puntos venteados (querencias) en los que llegan a producir una grave perturbación del suelo y una gran acumulación de excrementos, tal y como ocurre en algunas áreas en que se alimenta a los animales (de Miguel 1988).

2. Metodología general

A fin de simplificar la descripción metodológica de los capítulos susiguientes, se detallan a continuación los métodos utilizados de forma repetida en varios de ellos, y las directrices seguidas en la aplicación de métodos estadísticos.

2.1. Identificación, recolección y conservación de excrementos

La identificación de los excrementos ha sido una parte fundamental de la elaboración de este trabajo, por cuanto todos los resultados obtenidos son dependientes de ella. Los excrementos de vaca y conejo resultan inconfundibles, ya que no existen en el área estudiada más herbívoros de gran tamaño y las liebres se encuentran, con una densidad poblacional baja, únicamente en los cultivos y otras áreas abiertas de Viñuelas. La diferenciación de los excrementos de gamo y ciervo se hizo, no sin cierta dificultad, por su tamaño, forma y aspecto externo.

En general, los excrementos de ciervo son de mayor tamaño, aunque existe un importante solapamiento en el tamaño de ambos (G. Alvarez, *manuscrito inédito*), son más cilíndricos y tienen la superficie más lisa que los de gamo. Los de este último animal presentan con frecuencia concavidades a modo de abolladuras en los lados y su superficie suele presentar unas estrías bastante características. Por último, la capa externa de los excrementos de gamo al secarse da lugar a una costra mucho más dura que la que se forma en los de ciervo.

Las diferencias morfológicas entre excrementos y la experiencia obtenida de la observación continuada de los mismos en el Castillo de Viñuelas permitió la identificación, prácticamente inequívoca, de las muestras de excrementos que se debían cultivar, ya que se descartaron las muestras de identificación dudosa. Además, siempre que fué posible se recogieron excrementos de animales a los que se pudo observar directamente. El descarte de las muestras dudosas puede haber tenido, como contrapartida, cierta influencia en los resultados obtenidos, haciéndolos más extremos y amplificando las diferencias entre ciervo y gamo. Se sabe que existen diferencias entre sexos y edades en la alimentación de los cérvidos (e.j. Clutton-Brock y Albon 1989), y que la alimentación y selectividad de los herbívoros es muy dependiente de su tamaño (Hofman 1989, Hume 1989), por lo que la menor representación en nuestras muestras de los excrementos de gamos grandes y ciervos pequeños debe traducirse en una disminución del solapamiento que exista entre ambas especies.

En el caso de las recolecciones de excrementos para la determinación del volumen defecado por los animales en las diferentes áreas de la finca los resultados poseen un margen de error más amplio. Dado que no en este tipo de muestreo no se pueden obviar los excrementos de aspecto dudoso, este problema es prácticamente insoslayable, por cuanto los métodos de identificación basados en mediciones de los excrementos se encuentran sometidos a una incertidumbre próxima al 50% (G. Alvarez, *manuscrito inédito*) y resultan de aplicación impracticable para un alto número de muestras.

Las muestras de excrementos utilizadas para la determinación de su contenido de semillas viables y para otros experimentos se tomaron del campo lo más frescas que fué posible, y, como ya se ha indicado, en el caso del ciervo y el gamo con observación del animal o grupo de animales de que procedían siempre que ello fué posible. Una vez recolectadas se guardaron en bolsas de papel para permitir su desecación a temperatura ambiente.

Las muestras ya secas se guardaron también a temperatura ambiente hasta el momento de su utilización. Aunque se recomienda la conservación de las semillas a baja temperatura para evitar la pérdida de su viabilidad (Bewley y Black 1982, Simpson *et al.* 1989), el método utilizado no debe considerarse agresivo para las muestras recolectadas sino un reflejo más fiel de lo que ocurriría en el campo. En condiciones naturales todas las muestras habrían sufrido en verano una desecación prácticamente absoluta y temperaturas mucho más elevadas que las de conservación, para germinar en otoño las semillas tras las primeras lluvias intensas.

2.2. Determinación del contenido de semillas de muestras de suelo y excrementos

La cuantificación del contenido de semillas viables de las muestras de excrementos, bancos de semillas y muestras de tierra esterilizadas se ha llevado a cabo por medio de su cultivo en invernadero en todos los experimentos. Este método ha sido utilizado repetidamente en las investigaciones desarrolladas por el Departamento de Ecología de la U.A.M. sobre diferentes aspectos de los pastizales, y en concreto se ha aplicado a bancos de semillas de pastizales del Castillo de Viñuelas (Levassor *et al.* 1990, Ortega 1994, J. Traba y M. Ortega, *datos inéditos*).

La determinación de los contenidos de semillas por germinación presenta dos ventajas importantes: (a) detecta únicamente las semillas viables presentes en las muestras, y (b) simplifica la labor de determinación cuando se trabaja en comunidades ricas en especies. El primer punto, además, es de especial relevancia en el caso que nos ocupa por la posibilidad de que la digestión provoque la pérdida de viabilidad de un porcentaje de las semillas sin alterar su aspecto externo. Estas semillas serían contabilizadas por los métodos de separación y recuento, por lo que la utilización de una metodología de este tipo habría tenido que ser complementada con ensayos de germinación de las semillas dispersadas. Por otra parte, la gran cantidad de especies presentes en los pastizales estudiados y el reducido tamaño de las semillas de la mayoría de ellas complicarían en grado sumo la identificación

visual de las semillas dispersadas, que en muchos casos no podrían ser identificadas más que a niveles taxonómicos supraespecíficos.

La identificación del contenido de semillas de las muestras mediante su cultivo tiene aparejados bastantes inconvenientes, entre los que cabe destacar la duración de cada experimento, el espacio requerido y la gran laboriosidad del método. Por una parte, las muestras tomadas en cualquier fecha deben esperar hasta el otoño a ser sembradas y casi un año más para su cultivo. Si se pretende llevar a cabo el cultivo durante más de un ciclo vegetativo, el proceso se alarga un año por cada nuevo ciclo de germinación a que se someten las muestras. Además, el cultivo de muestras ha de hacerse en macetas de pequeño tamaño por la limitación de espacio del invernadero, lo que lleva aparejado la fácil desecación de las muestras y el mantenimiento de una atención constante de las mismas.

Por último, el tiempo transcurrido entre la siembra y la obtención de los datos obliga a tomar *a priori* la decisión del volumen de muestra cultivado, sin la posibilidad de repetir posteriormente la cuantificación con otro volumen distinto. Este problema se solventó con la realización de un cultivo previo de algunas muestras en el otoño de 1989, mientras que el conocimiento morfológico de una gran cantidad de especies desde sus primeras etapas de vida, basado en la experiencia previa, facilitó mucho la identificación de las germinaciones.

El procedimiento de cultivo sigue básicamente las condiciones de germinación en campo, si bien procura acelerarlo y romper los letargos de las semillas mediante el control de la temperatura y la humedad, la eliminación de las plántulas competidoras, y la perturbación del suelo. Por ello, los ciclos de cultivo utilizados abarcan desde el mes de octubre hasta julio del año siguiente, comprobándose que existe una clara estacionalidad en la germinación de las diferentes especies (ej. las especies de ciclo estival no germinan hasta mayo ó junio).

El cultivo se realizó en todos los casos en macetas en las que la muestra previamente triturada y/o tamizada ocupó únicamente los 2-2,5 cm. superiores de la maceta, a fin de que pudiesen germinar todas las semillas. Por ello, las muestras de bancos de semillas (10x10x4 cm. de suelo recogidos) se dividieron en 10 macetas de aproximadamente 5x5 cm. Por su parte, de las muestras de excrementos se cultivaron 3 g. de excremento suavemente triturado y mezclado con 20-25 g. tierra esterilizada en el horno (48 horas a 120°) en cada maceta. La parte inferior de las macetas se rellenó con vermiculita (Termita, de Asfaltex

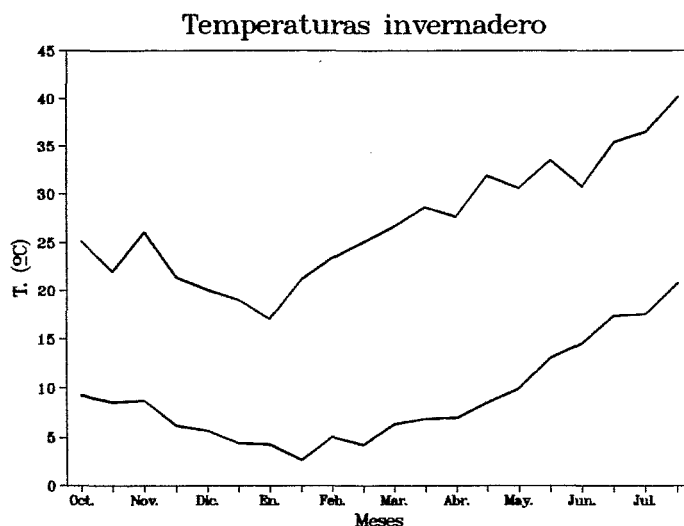


Figura 2.3. Evolución de las temperaturas máximas y mínimas en el invernadero, por quincenas, durante los ciclos de cultivo octubre-julio. Los datos se han calculado a partir de las medias quincenales de los cuatro años en que se han tenido muestras en el invernadero.

S.A.), una mica de gran capacidad de retención de agua que es utilizada frecuentemente como sustrato inerte de cultivo. Sobre la vermiculita se colocó la muestra separada mediante una gasa de algodón que se embebe de agua y que permite a las raíces crecer a su través.

Una vez sembradas las muestras, éstas se mantuvieron húmedas durante todo el período de cultivo, si bien se procuró alternar momentos de gran humedad con pequeñas sequías que promoviesen la rotura de letargos (Bewley y Black 1982). Para facilitar el riego y mantenimiento de las macetas, éstas se colocaron en bandejas de plástico, de forma que el riego se hizo poniendo 1-1,5 cm. de agua en el fondo de las bandejas con una periodicidad de una a tres veces por semana.

Durante el cultivo, se procuró mantener en el invernadero temperaturas relativamente altas y una gran fluctuación diaria, que promoviesen la germinación de las semillas (Bewley y Black 1982, Espigares 1994). Para ello se controló la apertura de las ventanas de forma que las temperaturas máximas no superasen los 40° C y las mínimas no descendiesen de 0° C. A mediados de la primavera (mayo) se encalaron los cristales para evitar el sobrecalentamiento que se produciría en caso contrario. En la Figura 2.3 puede verse la evolución de las temperaturas máximas y mínimas en el invernadero, registradas cada 2-3 días durante los cuatro años de cultivo.

A lo largo del período de cultivo las muestras se removieron cada cierto tiempo, a fin de facilitar la germinación de las semillas más enterradas, y sus posiciones en el invernadero se intercambiaron para asegurar la homogeneidad del tratamiento entre muestras.

Las germinaciones fueron arrancadas tan pronto como su desarrollo permitió la correcta identificación de las mismas. Por ello, algunas especies fueron extraídas nada más aparecer sus cotiledones, mientras que otras fueron dejadas florecer. En este último caso, si las plantas debían crecer bastante antes de la floración, las germinaciones se sacaron de las macetas y se cultivaron aparte a fin de que se desarrollasen correctamente y no existiese peligro de contaminar las muestras con nuevas semillas. La llegada de semillas externas a las muestras puede considerarse anecdótica dada la situación del invernadero encima de una azotea, habiéndose constatado únicamente la germinación en algunas ocasiones de *Sonchus arvensis*, *Erigeron canadensis* y *Euphorbia* sp. como contaminaciones. Las germinaciones de estas especies no se contabilizaron.

Aunque el método de germinación se supone que detecta la mayor parte de las semillas presentes en las muestras durante el primer ciclo de cultivo (Ortega 1994), las muestras se cultivaron durante entre dos y cuatro ciclos. Esto se decidió tras comprobarse que un porcentaje importante de las semillas (en ocasiones más del 50%) no germinaba el primer año, y que la exactitud de la estimación con un sólo año de cultivo era muy diferente entre especies vegetales. La alteración de los letargos por el paso de las semillas a través del tracto digestivo de los animales es un hecho conocido que puede acelerar o lentificar la germinación (Barnea *et al.* 1991, Gardener *et al.* 1993b), lo que puede explicar este comportamiento anómalo de las muestras tratadas. No obstante, en las muestras de bancos de semillas cultivadas también se pudo apreciar esta germinación parcial en el primer ciclo de cultivo.

2.3. Métodos estadísticos

Prácticamente todos los análisis realizados son de uso corriente y muy extendido en los estudios de ecología (Sokal y Rohlf 1979, 1980, Zar 1984, Siegel 1990). La mayor parte de los análisis se han realizado utilizando métodos no paramétricos (test exacto de Fisher, χ^2 , U de Mann-Whitney, Kruskal-Wallis y correlaciones de

rangos de Spearman), por la falta de normalidad de la práctica totalidad de las series de datos, así como por la utilización de variables porcentuales u otras de tipo creciente pero no lineal (Potvin y Roff 1993). En repetidas ocasiones la transformación (logarítmica ó angular) de los datos no produjo la normalización de los datos, por lo que se prefirió perder cierta potencia en los análisis antes que mezclar diferentes tipos de ellos en los diferentes capítulos o apartados.

Una excepción a la utilización sistemática de procedimientos no paramétricos es la seguida con los análisis bi- o multi-factoriales, que se han realizado mediante ANOVAs. Esta excepción se ha basado en las dudas planteadas sobre la conveniencia de utilizar análisis por rangos para este tipo de diseños, con la excepción de los bifactoriales de tipo 2x2 (Seaman *et al.* 1994).

El único procedimiento no muy corriente de utilización repetida ha sido el escalado multidimensional (*Multi-Dimensional Scaling*), usado para la representación gráfica de las tendencias generales de variación de observaciones multivariantes, en general contenidos de semillas de cada especie en muestras. Este método de ordenación se basa en la plasmación en un espacio (en nuestro caso bidimensional) de la variación existente entre una serie de muestras, tratando que las distancias de las muestras entre sí se ajusten de la forma más fiel posible a las distancias calculadas entre ellas mediante un coeficiente de disimilitud (Manly 1986, Daigby y Kempton 1987). En todos los casos el *MDS* se ha realizado por el método de Kruskal (Kruskal 1964a, b en SYSTAT 1992) a partir de una matriz de coeficientes de correlación de Spearman. Este coeficiente de correlación se ha utilizado a lo largo de todo el texto para calcular la similitud entre muestras multivariantes.

La práctica totalidad de los análisis se ha realizado con el paquete estadístico SYSTAT, versión 5.0 para entorno WINDOWS (SYSTAT 1992). En contadas ocasiones se han utilizado otros programas comerciales, o programas de elaboración propia.

Capítulo 3.

La semillas dispersadas en los excrementos de los herbívoros

1. Justificación

Dentro del primer objetivo de este trabajo, la descripción de la endozoocoria por herbívoros en el Castillo de Viñuelas, el primer paso necesario es conocer las semillas contenidas en los excrementos de los herbívoros, la relación de estas semillas con las producidas por el pastizal, y las similitudes y diferencias de los herbívoros como dispersantes. Estos datos serán de la mayor importancia a la hora de analizar la endozoocoria, por cuanto la primera (y mínima) condición para que el proceso tenga alguna relevancia es la presencia de semillas en el excremento de los herbívoros. Además, de las relaciones existentes entre las semillas dispersadas y las producidas por el pastizal nacerán las diferencias que puedan existir entre especies como resultado de la dispersión; y de las similitudes y diferencias entre los herbívoros como dispersantes se podrán derivar efectos sobre las especies vegetales característicos de los mismos.

Los objetivos principales de este capítulo pueden resumirse por tanto en las siguientes preguntas: ¿cuántas semillas dispersan los distintos herbívoros del Castillo de Viñuelas?, ¿qué especies dispersan?, y ¿qué características las une? De esta forma analizaremos los aspectos cuantitativos y cualitativos más importantes de la endozoocoria por herbívoros en el área de estudio, e indagaremos en las relaciones de los herbívoros como dispersantes entre sí y con las comunidades vegetales.

2. Métodos

2.1. Cuantificación de la dispersión endozoócora

A lo largo de este capítulo se utilizan los datos de dos series de muestras de excrementos de los cuatro herbívoros recolectadas durante los períodos febrero-agosto de 1990, y abril de 1991 a junio de 1992 respectivamente (Tabla 3.1).

La primera serie incluye 13 recolecciones llevadas a cabo de forma aproximadamente quincenal en 1990, y con ellas se pretendía cuantificar e identificar las semillas dispersadas por los herbívoros a lo largo de la temporada que se consideró apta para la dispersión. Abarca desde el inicio de la floración de especies vernaes como *Stellaria media*, *Mibora minima* y *Poa annua*, hasta finales del mes de agosto, cuando las semillas de las especies anuales se han desprendido en su mayoría de los restos secos de las plantas que las produjeron.

Las muestras de excremento se tomaron siempre que fué posible en la Majada de las Vacas, lugar elegido también para la realización de los muestreos de fructificación del pastizal. Todas las muestras de excremento de conejo fueron recogidas en este valle, así como la mayoría de las muestras de ciervo. Las muestras de excrementos de gamo y vaca, por contra, se recogieron en su mayor parte en las fresnedas próximas a la Majada, formaciones en que se puede observar más frecuentemente a ambas especies. Debido a la capacidad de movimiento de los tres ungulados, y al tiempo de paso de los alimentos por su aparato digestivo, un excremento suyo depositado en cualquier parte de la finca puede contener restos de materia ingerida en cualquier otra formación vegetal de la misma. Por ello, su contenido debe reflejar la selección alimenticia dentro de la finca de una forma más válida que los excrementos de conejo, animal que no se desplaza diariamente a áreas lejanas para alimentarse. Por este motivo, el análisis de las relaciones entre las semillas producidas y las dispersadas por los herbívoros se complica grandemente, y en el caso que nos ocupa la comparación entre la producción en la Majada de las Vacas y la dispersión por los tres ungulados tiene un valor básicamente orientativo.

En cada fecha, se recogieron un total de ocho muestras de excremento de las cuatro especies, totabilizándose 104 muestras de cada herbívoro. Las muestras

Tabla 3.1. Fechas de recolección de las muestras de excremento para el análisis de su contenido de semillas germinables.

	Fechas		
1990	24 - II	4 - V	18 - VII
	9 - III	21 - V	1 - VIII
	22 - III	1 - VI	28 - VIII
	7 - IV	14 - VI	
	19 - IV	3 - VII	
	Fechas		
1991-92	25-IV-91	26-IX-91	7-IV-92
	23-V-91	24-X-91	13-V-92
	25-VI-91	4-XII-91	23-VI-92
	25-VII-91	21-I-92	
	23-VIII-91	24-II-92	

de los tres ungulados se tomaron de deposiciones independientes que por su distancia o aspecto (tamaño, color, forma...) pudiesen suponerse procedentes de individuos diferentes. Las muestras de conejo se tomaron de ocho puntos del pastizal que presentasen una densidad de excrementos apreciable. Teniendo en cuenta el número de excrementos necesarios para completar cada muestra de conejo (unos 40), en cada una se incluyeron excrementos de varias deposiciones y probablemente de más de un individuo. En todos los casos se recogieron excrementos todavía frescos o que pudiesen suponerse muy recientes por su color y textura.

Las muestras se secaron a temperatura ambiente en el interior de las bolsas de papel en que se recogieron, y posteriormente se conservaron a temperatura ambiente dentro de cajas de cartón hasta el momento de su procesamiento. En otoño se tritularon y se pusieron a cultivar en el invernadero mezcladas con arena estéril tal y como se detalló en el capítulo de metodología general. Estas muestras se cultivaron durante tres períodos octubre-julio.

En la serie de muestras de 1990 se cultivaron 3 g. de excremento seco de cada muestra de conejo y gamo, y 6 g. en el caso de las de los dos ungulados de mayor tamaño. Estos seis gramos se dividieron en dos submuestras de 3 g. para

llevar a cabo el cultivo en condiciones similares a las de las muestras de los otros dos herbívoros. En todos los análisis comparativos entre especies se utilizan los datos obtenidos de la primera mitad de las submuestras de ciervo y gamo. Únicamente se tienen en cuenta los datos obtenidos de las muestras de 6 g. en el análisis taxonómico de las semillas dispersadas por cada herbívoro.

La decisión de cultivar diferentes volúmenes de muestra de los animales en función de su tamaño se tomó ante el desconocimiento de las densidades de semillas que podían llevar los diferentes excrementos, y teniendo en cuenta el tamaño de las deposiciones de los cuatro herbívoros. Muchas deposiciones de gamo no alcanzan los 6 g. de excremento seco, lo que impedía extender a dicho peso las muestras a este animal. En el caso del conejo, como ya se ha comentado, incluso las muestras de 3 g. corresponsen a más de una deposición, por lo que se decidió utilizar muestras del mismo peso que las de gamo.

La segunda serie de muestras (1991-92) se tomaron con un triple propósito: por un lado, las muestras de 1990 mostraron que la temporada de dispersión de semillas en los excrementos se extendía más allá de lo inicialmente previsto. Por otra parte, se consideró necesaria la cuantificación espacial de la cantidad de semillas que llegan a diferentes partes del pastizal incluídas en los excrementos de herbívoros. Para esta cuantificación era fundamental una nueva recolección y cultivo de muestras, que complementan la información de este capítulo. Por último, dada la variabilidad interanual del clima mediterráneo y el comprobado efecto que tiene la climatología del año sobre la composición y fructificación del pastizal (Peco 1989), se consideró imprescindible cuantificar la variabilidad interanual de la dispersión endozoócora de semillas.

En esta serie de muestras el área en que se llevaron a cabo todas las recolecciones fueron las proximidades del Cerro del Aguila, zona seleccionada por dos motivos: ser un área situada en el centro geométrico de la finca, en la que el trasiego humano es bastante reducido, y disponer en un espacio próximo de los cuatro tipos de hábitat más característicos de la misma. De esta forma se esperaba obtener datos comparables entre los tipos de hábitats, exentos en la medida de lo posible de influencias debidas a la preponderancia absoluta de un determinado tipo de hábitat en los alrededores o la lejanía de otro.

También en esta ocasión se realizaron un total de 13 recolecciones de ocho muestras de excremento de cada herbívoro (Tabla 3.1), por lo que el tamaño muestral (104) es igual al de las recolecciones de 1990. En esta ocasión se

cultivaron 3g. de excremento de cada muestra de ciervo y vaca. Esta decisión fué motivada tanto por las densidades de semillas encontradas en la serie de muestras anterior, como por la limitada utilidad de los datos obtenidos de muestras de 6 g. en relación con el incremento de trabajo que acarreaban.

Las muestras se cultivaron únicamente durante dos ciclos vegetativos por la inevitable restricción temporal del presente estudio y en vista de que únicamente un 12-17% de las semillas de las muestras de 1990 nacieron durante el tercer año. Debido a ello, se puede suponer que los datos de 1991-92 se encuentren infravalorados en un 14-20% respecto a los de 1990. Esta corrección no se ha aplicado a los datos por su pequeña importancia y para evitar el falseamiento de las tablas y figuras presentadas.

2.2. Estimación de la producción de semillas

La producción de semillas por las diferentes especies del pastizal se estimó de forma semicuantitativa en la Majada de las Vacas durante el año 1990. Coincidiendo con cada visita quincenal a la finca, se estimó la producción de semillas en 12 cuadros de 20x20 cm. distribuídos en dos transectos situados en las dos laderas del valle principal de la Majada, de orientaciones aproximadamente Este y Oeste respectivamente. Los puntos de muestreo se establecieron por pares en las zonas alta, media y baja de cada ladera separados entre sí un metro.

La estimación se llevó a cabo clasificando las especies de cada cuadro de muestreo en una escala 0-3 basada en la abundancia de flores y frutos y la cantidad de semillas habitualmente contenidas por cada fruto. Las tres clases representarían la inexistencia (0), rareza (1), frecuencia (2) y gran abundancia (3) de las semillas de cada especie en la superficie muestreada.

La estimación de la producción de semillas para cada especie que se ha utilizado en las comparaciones corresponde a la suma de los resultados del muestreo de los doce cuadrados de 20x20 realizado en cada fecha. Esta suma no produce una estimación real de las semillas producidas por cada especie, sino una ordenación de las especies en una escala 0-36 que refleja la abundancia relativa de sus semillas en el pasto.

2.3. Hábitat de las especies dispersadas y no dispersadas

En un intento de determinar si las especies dispersadas a través de los excrementos de los herbívoros eran preferentemente aquéllas de carácter nitrófilo, o si eran especies de un tipo de hábitat concreto, se realizó una encuesta entre investigadores habituados a trabajar en pastizales como los del área de estudio. En una búsqueda de información bibliográfica al respecto llevada a cabo previamente se detectaron dos problemas que imposibilitaban la generación de un archivo de datos de este tipo para las especies más abundantes en el área de estudio: por una parte, la información obtenida era de tipo fragmentario, existiendo un alto número de especies para las que no se encuentran referencias. Además, los criterios entre publicaciones no son coincidentes. Por otra parte, las publicaciones que incluyen más especies son de origen centroeuropeo y califican a la mayoría de ellas como ruderales y de sitios secos, de acuerdo con el hábitat que ocupan en latitudes más norteñas o por comparación del área mediterránea con las condiciones de estas áreas.

En la encuesta (Anexo II) se pedía a estos investigadores que, de acuerdo con su experiencia, encuadrasen una serie de especies en dos clases de nitrofilia (sí/no) y en tres de tipo de pastizal dentro de un gradiente similar al que se encuentra en el área de estudio. Así, se definían tres situaciones tipo: A, comunidades sobre suelos esqueléticos similares a las que se desarrollan en las partes altas de los sistemas ladera-vaguada, generalmente con jarales; B, pastizales de condiciones intermedias, del tipo de los que se dan en las partes medias de la finca bajo un dosel de encinas; y C, pastizales húmedos y ricos de los fondos de valle y terrazas de los arroyos, generalmente bajo fresnos. Tanto en el caso de la nitrofilia como en el del tipo de pastizal se indicaba que si existían dudas o se presentaban situaciones intermedias se optase por no contestar o por señalar varias respuestas.

La lista de especies incluídas en la encuesta se generó a partir de los datos de la lista de especies más frecuentes de la finca (de Miguel 1988), que incluye las especies encontradas en 3 ó más inventarios de un total de 393 repartidos al azar por la finca. Cada uno de sus inventarios contenía las especies presentes en cuatro cuadrados de 30x30 cm. muestreados al azar en un área de aproximadamente 1.250 m². De esta lista de especies se tomaron únicamente aquéllas detectadas al

menos en 10 ocasiones (74), y se les añadieron algunas de las que se estaban encontrando muchas germinaciones en las muestras de excrementos que se tenían en el invernadero en aquel momento, hasta alcanzar la cifra total de 90 especies que componían la encuesta. En el análisis final se han utilizado sólo 88 especies debido a la eliminación de *Capsella rubella*, englobada dentro de *Capsella bursa-pastoris* por Flora Iberica (Castroviejo *et al.* 1986-94); y *Trifolium dubium*, por la dificultad de separación respecto a *T. campestre*, con el que muy posiblemente se encuentra confundido en muchos casos.

La encuesta fué contestada por ocho investigadores, a partir de cuyas respuestas se generó la matriz de datos presentada en el Anexo II. El valor de nitrofilia para cada especie se ha obtenido restando el número de respuestas negativas al de positivas, dándose lugar a una escala de -8 a +8. Las respuestas al tipo de hábitat se analizaron suponiendo que la suma de las respuestas para cada tipo de comunidad vegetal representaba una estimación en una escala 0-8 de la confianza con que sería esperable encontrar a cada especie en cada uno de los tipos de hábitat.

2.4. Tratamiento de datos

En el tratamiento de los datos se han utilizado de forma sistemática aquéllos correspondientes a las submuestra de 3 g. de ciervo y vaca de las recolecciones de 1990, para evitar el sesgo que introduciría la inclusión de un mayor volumen de muestra en las comparaciones entre animales y fechas así como en las comparaciones con los datos de fructificación del pastizal.

Este criterio no se ha seguido respecto a las muestras cultivadas durante tres años (las de 1990) frente a las que sólo lo fueron durante dos, ya que el número de semillas germinado el tercer año es de tan sólo un 12-17%, y la mayoría de ellas pertenecen a especies ya germinadas en los años precedentes. Debido a estos dos hechos, y a la utilización mayoritaria de métodos estadísticos basados en rangos, la distorsión introducida es pequeña y no habría justificado la utilización de series de datos distintas para las comparaciones entre animales y las de éstos con la producción de semillas por el pastizal.

En la descripción taxonómica de las semillas dispersadas por los cuatro herbívoros, se han agrupado las muestras correspondientes a cada estación astronómica. Dicha agrupación se ha realizado a fin de simplificar la exposición de resultados y dado que, en general, correspondía bastante bien con las diferentes fases de dispersión que se podían apreciar en los herbívoros. Con objeto de que la agrupación estacional de las muestras se ajustase lo más posible a estos cambios temporales en la dispersión por los herbívoros, algunas recolecciones se han clasificado fuera de la estación en que se encontrarían teniendo en cuenta su fecha de recolección. Estos cambios se han hecho siempre con muestras coincidentes con el cambio de estación, estando todas ellas menos de una semana dentro de la estación que les correspondería por su fecha. En concreto, el 22 de marzo de 1990 se ha incluido en invierno, de igual forma que el 25 de junio de 1991 y el 23 de este mes de 1992 se han incluido en las primaveras correspondientes. Por último, el 26 de septiembre de 1991 se ha considerado perteneciente al verano de ese año.

Para el análisis de las tendencias generales de variación de la composición de semillas de las muestras de excremento, así como en la comparación de ésta con la producción de semillas por el pasto, se ha utilizado la suma de las semillas germinadas en las 8 muestras de 3 g. de cada animal y fecha (lo que se ha denominado "espectro dispersivo" de cada herbívoro). Esta agrupación se ha realizado con el objetivo de reducir la variabilidad mediante la utilización de una única observación por cada herbívoro y fecha de recolección de excrementos.

La naturaleza típicamente agregada de la dispersión de semillas lleva a que la variabilidad entre muestras de una misma fecha y animal sea alta. En general, se encuentra en todas ellas un grupo de especies común y que es responsable de la mayor parte de las semillas que germinan de las muestras, aunque aparecen en diferentes densidades en cada una. A estas especies se une otro conjunto cuya aparición es más o menos esporádica, pero que en algunas muestras puede alcanzar densidades notables. Este hecho complicaría la interpretación de los resultados tanto por la introducción de bastante ruido como por el elevado número de muestras individuales que sería necesario analizar (más de 800 puntos en un análisis de ordenación).

Las limitaciones en la capacidad de cálculo de los ordenadores disponibles, y en concreto del programa utilizado (SYSTAT versión 5.0) imposibilitaban el manejo de matrices de cerca de 140 variables y semejante número de observaciones (SYSTAT 1992). En concreto, la limitación de la capacidad del

programa para la realización de *MDSs* a un máximo de 95 observaciones obligó incluso a realizar por pasos la ordenación conjunta de los espectros dispersivos de 1990, 1991 y 1992 (en total 104 observaciones).

Una vez calculada la matriz de correlaciones de Spearman entre las 104 observaciones, se buscaron los 9 coeficientes más altos y se retiró al azar una de las observaciones de cada una de estas parejas de datos. Una vez retirados los espectros dispersivos que tenían uno más similar entre los que se dejaron, se realizó un primer *MDS* que serviría de base para la ordenación del conjunto de todos ellos. Posteriormente se llevaron a cabo otros nueve *MDS*, en cada uno de los cuales se sustituyó una observación al azar de las 95 inicialmente utilizadas por una de las retiradas. De cada uno de estos nuevos análisis se obtuvieron las coordenadas para ubicar en la ordenación definitiva cada una de las nueve observaciones.

El análisis de la selectividad de la dispersión de semillas se ha llevado a cabo mediante dos aproximaciones: una cualitativa entre familias taxonómicas para los cuatro herbívoros, y una comparación entre la producción estimada de semillas por el pastizal y las semillas dispersadas por el conejo. En este caso el estudio se ha restringido a las muestras de conejo por el problema de la diferente movilidad de los herbívoros y el lugar de la toma de muestras comentado anteriormente.

El análisis cualitativo por familias ha consistido en la comparación mediante el test exacto de Fisher del número de especies de cada familia dispersadas y no dispersadas frente a los números correspondientes al resto de las familias. En estas comparaciones se ha tomado como base la lista de las 99 especies más frecuentes de la finca (de Miguel 1988) para evitar el sesgo que se introduciría utilizando la lista completa de especies de la finca, la cual se ha expandido considerablemente por la adición de especies encontradas en las muestras de excrementos.

La comparación entre la producción estimada de semillas de cada especie y la dispersión por el conejo se ha realizado mediante el cociente

$$C = (N^{\circ} \text{ de semillas germinadas} + 1) / (\text{Valor estimado de producción} + 1)$$

en el que tanto el número de semillas germinadas como el valor estimado de producción de cada especie corresponden a la suma de las muestras de una fecha de excremento y pastizal respectivamente. Este cociente se calculó en las 12 fechas

en las que se dispone de datos simultáneos de producción y dispersión para las especies presentes en cada fecha en cualquiera de los dos tipos de muestras. Posteriormente, y teniendo en cuenta únicamente las especies para las que se disponía de 4 ó más cocientes, se realizó una comparación de los cocientes de cada especie frente al resto mediante el test de la U de Mann-Whitney.

Aunque el significado numérico de cada cociente no es de interpretación directa, se trata de un valor obtenido de una función creciente con valores tanto más altos cuanto mayor sea el número de germinaciones encontradas en las muestras de excremento en relación con la abundancia de la fructificación de la especie en el campo. Dado que el análisis realizado se basa en rangos y utiliza únicamente los cocientes obtenidos para las especies más abundantes, las diferencias significativas encontradas entre especies son indicativas de las especies cuyas semillas estaban claramente sobre- y sub-representadas en el muestreo de los excrementos frente al del pastizal. Como se verá, los resultados obtenidos de este análisis son razonables y coherentes con el resto de los análisis, por lo que pueden considerarse fiables al menos en cuanto a su valor comparativo.

3. Resultados

3.1. Análisis cuantitativo de la dispersión

En las muestras de excremento de los cuatro herbívoros considerados se ha encontrado un elevado número de semillas germinables de gran cantidad de especies. Del conjunto de muestras a las que se hace referencia en este capítulo, correspondientes a un total de 3.108 g. de excremento seco, germinaron 24.484 semillas de 132 especies (Tabla 3.2). Estos datos equivalen a la germinación de 7,88 semillas por gramo de excremento seco y a la dispersión de al menos un 38% de las especies que componen la flora de la finca (aproximadamente 350 especies). Teniendo en cuenta únicamente las 99 especies más frecuentes en la finca (de Miguel 1988), esta cifra se eleva hasta el 65%.

En general se observa una relación del número de especies germinadas con el tamaño del herbívoro, de forma que de las muestras de conejo se obtuvo el menor número de especies y de las de vaca el mayor. Únicamente el ciervo se

Tabla 3.2. Resultados generales de las pruebas de germinación en invernadero de muestras de excremento de conejo, gamo, ciervo y vaca. Las muestras de 1990 se cultivaron durante tres ciclos vegetativos, y las de 1991-92 únicamente durante dos. Los datos de 1990 del ciervo y la vaca incluidos en la línea inferior corresponden a las submuestras de 3 g., que son las utilizadas en los análisis en todas las comparaciones entre animales.

		Animal			
		Conejo	Gamo	Ciervo	Vaca
1990	Nº de germinaciones	2.034	4.614	4.949 (2.310)	6.104 (3.009)
	Nº de especies	52	67	78 (66)	92 (78)
	Tamaño muestral	104 (312 g.)	104 (312 g.)	103 (618 g.) 103 (309 g.)	104 (600 g.) 104 (312 g.)
1991-92	Nº de germinaciones	712	1.567	3.389	1.115
	Nº de especies	44	61	52	66
	Tamaño muestral	104 (312 g.)	104 (312 g.)	102 (306 g.)	104 (312 g.)
Total	Nº de germinaciones	2.746	6.181	8.338	7.219
	Nº de especies	62	83	86	104

desvía de esta tendencia general, ya que tanto en las muestras de 1990 como en las de 1991-92 se encontró un menor número de especies que en las de gamo. Dicha diferencia entre ciervo y gamo se invierte tomando el conjunto de las muestras de ciervo debido al mayor tamaño muestral considerado.

La densidad de semillas en los excrementos, sin embargo, no sigue esta norma. Aunque las densidades de semillas de los excrementos son mínimas en el conejo, el máximo corresponde al gamo en 1990 y al ciervo en 1991-92. El gamo dispersa en ambos casos en torno a un 50% más semillas que la vaca y más del doble que el conejo. Por contra, los excrementos de ciervo llevaban en la primera serie de recolecciones apenas un 14% más semillas que los de conejo y en el segundo casi el quíntuple que los del lagomorfo. Volveremos posteriormente sobre esta diferencia interanual en la densidad de semillas presentes en los excrementos de ciervo, que lo lleva a ocupar el puesto de máximo dispersante en el período 1991-92.

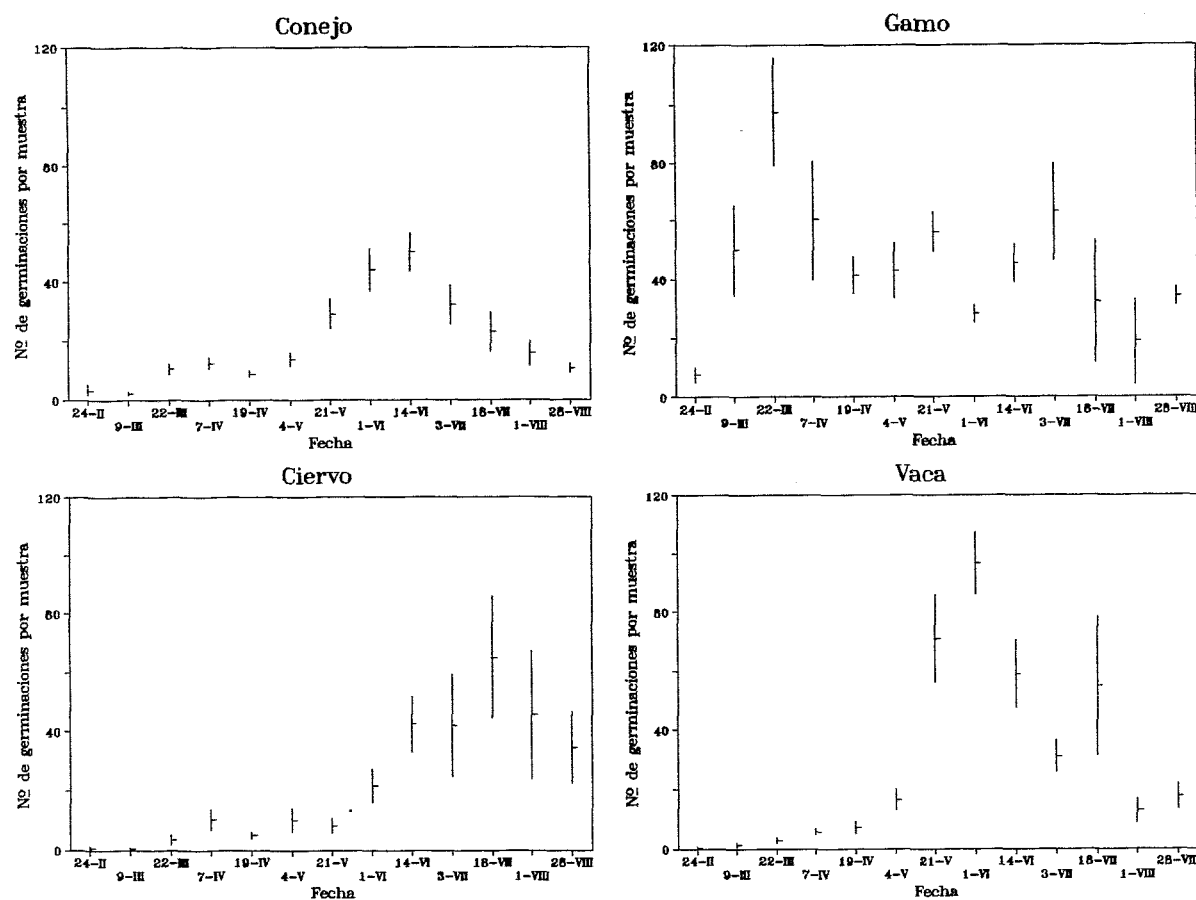


Figura 3.1. Número de germinaciones (media \pm error típico) contabilizadas en las muestras de excrementos de los cuatro herbívoros recolectadas a lo largo del período febrero-agosto de 1990.

3.1.1. Variabilidad temporal en la densidad de semillas en los excrementos

La densidad de semillas contenidas en los excrementos de los cuatro herbívoros presenta un claro patrón estacional (Figuras 3.1 y 3.2). Semejante dependencia respecto de la fenología no es de extrañar teniendo en cuenta que la producción de semillas en el ecosistema considerado depende mayormente de las especies anuales, que inician su floración a lo largo de la primavera y se encuentran en su máximo de fructificación al principio de la sequía estival.

El patrón fenológico recién comentado es fácilmente observable en las figuras correspondientes a las series de muestras de 1990 y 1991-92. Además, se aprecian en ambas figuras las diferencias entre animales en la densidad de semillas en los excrementos apuntadas anteriormente, y la distinta distribución temporal de esta variable en los cuatro herbívoros. De forma concordante con esta observación,

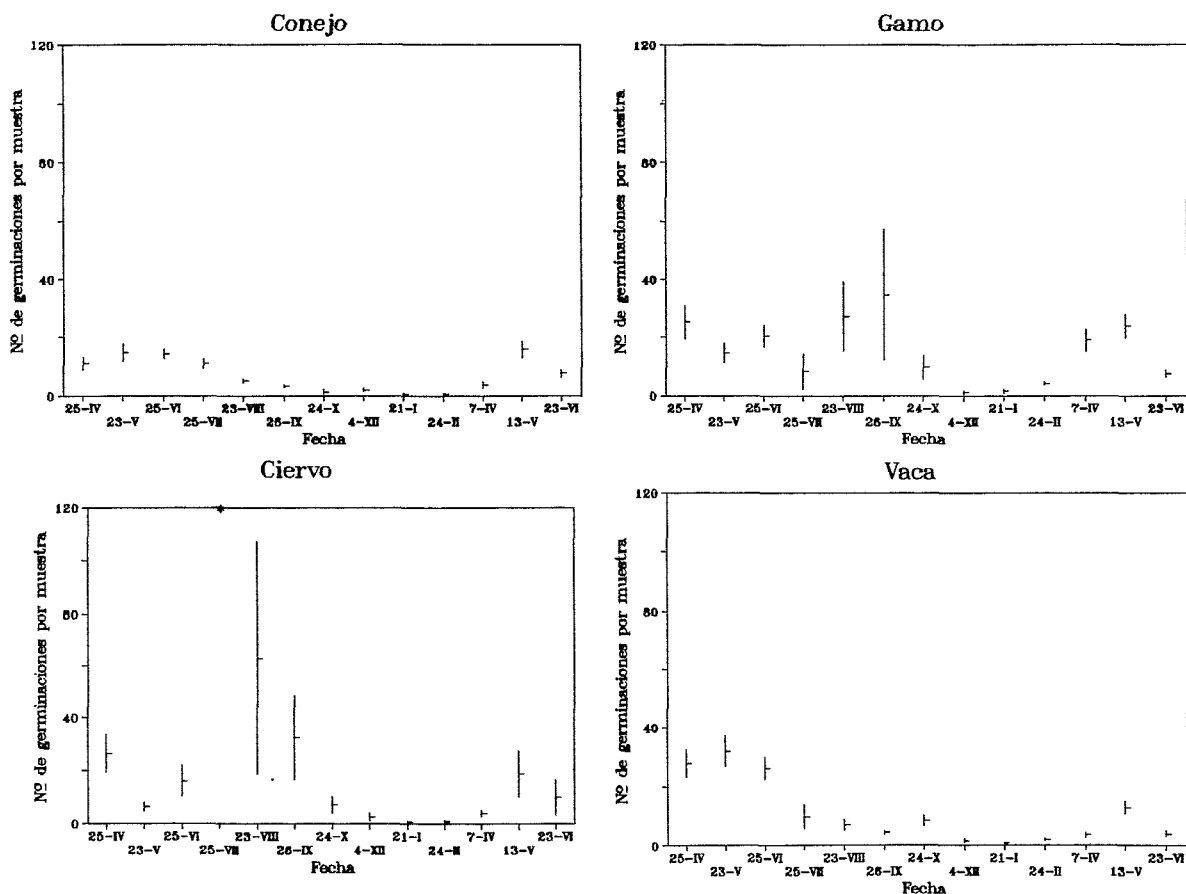


Figura 3.2. Número de especies (media \pm error típico) germinadas en las muestras de excrementos de los cuatro herbívoros recolectadas entre abril de 1991 y junio de 1992. (*) Se omite el dato correspondiente a las muestras de ciervo del 25 de julio de 1991 ($249 \pm 124,5$) a fin de mantener la claridad de la representación.

en las dos series de datos se encuentran diferencias significativas en el número de semillas germinadas por muestra en función de la especie animal, la fecha de recolección, y la interacción herbívoro x fecha (test ANOVA, $p < 0,01$ en todos los casos, Tabla 3.3).

Las muestras de conejo de 1990 llevaban una media de 6,52 semillas viables por gramo de excremento seco (semillas/g. en adelante), llegando a las 16,7 el 14 de junio. La máxima densidad encontrada en una muestra de esta fecha fué de 25,7 semillas/g. En las muestras de 1991-92 germinó una media de 2,28 semillas/g. El hecho de que este valor sea muy inferior al de 1990 tiene su origen tanto en la toma de muestras invernales como en una menor dispersión de semillas en 1991 y 1992, ya que las medias más altas de ambos años, en el mes de mayo, apenas

Tabla 3.3. ANOVA del efecto herbívoro, fecha de recolección y la interacción herbívoro x fecha de recolección sobre el número de germinaciones por muestra de excremento en las muestras tomadas en 1990 y 1991-92.

1990				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Herbívoro	3	12.884,39	16,605	0,000
Fecha	12	6.820,38	8,817	0,000
Herbívoro x fecha	36	3.496,13	4,520	0,000
Error	363	773,53		
1991-92				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Herbívoro	3	14.349,50	4,913	0,002
Fecha	12	10.280,21	3,519	0,000
Herbívoro x fecha	36	9.216,08	3,155	0,000
Error	362	2.921,00		

Tabla 3.4. ANOVA del efecto del herbívoro, el año y mes de recolección, y la interacción entre factores sobre el número de germinaciones por muestra de excremento. Para la comparación entre 1990, 1991 y 1992 se han utilizado los datos correspondientes a las recolecciones llevadas a cabo en abril, mayo y junio. La comparación entre 1990 y 1991 se basa en los datos del período abril-agosto de ambos años.

1990-1991-1992				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Herbívoro	3	3.835,84	10,625	0,000
Año	2	16.525,96	45,776	0,000
Mes	2	2.209,90	6,121	0,002
Herbívoro x año	6	1.990,42	5,513	0,000
Herbívoro x mes	6	1.615,85	4,476	0,000
Año x mes	4	4.703,82	13,029	0,000
Herbívoro x año x mes	12	1.208,84	3,348	0,000
Error	347	361,02		
1990-1991				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Herbívoro	3	19.811,92	6,771	0,000
Año	1	527,98	0,180	0,671
Mes	4	17.815,06	6,089	0,000
Herbívoro x año	3	25.488,31	8,712	0,000
Herbívoro x mes	12	21.162,95	7,223	0,000
Año x mes	4	9.280,10	3,172	0,014
Herbívoro x año x mes	12	12.220,31	4,177	0,000
Error	439	2.925,80		

llegaron a 4,83 y 5,21 semillas/g. El máximo encontrado en una muestra fué de tan sólo 10,3 semillas/g (23-V-1991).

El gamo es el animal que en 1990 dispersa semillas de una forma más constante, si bien presenta un máximo (32,5 semillas/g.) el 22 de marzo y uno de menor entidad el 3 de julio (21,0 semillas/g.). Como consecuencia de ello, la media a lo largo de todo el período es de 14,8 semillas/g. En la muestra con mayor densidad de semillas se arrancaron un total de 181 germinaciones (60,3 semillas/g., 22-III-1990). En las muestras de 1991-92 se contabilizaron una media de 5,02 semillas/g., y una media máxima de 11,5 en las muestras del 26 de septiembre de 1991. El máximo número de germinaciones arrancadas de una muestra fué de 190 (63,3 semillas/g., el 26-IX-1991).

En 1990, las muestras de ciervo contenían una media de 7,45 semillas/g., y hasta 21,7 el 18 de julio. Una muestra de esta fecha contenía 146 semillas germinables (48,7 semillas/g.). El número medio de germinaciones contabilizadas en las muestras de 1991-92 fué de 11,1 debido al descubrimiento de dos muestras del 25 de julio de 1991, que contenían 1.057 y 375 semillas (352 y 125 semillas/g. respectivamente). Estos datos equivalen a que un sólo excremento de apenas 3 cm. de longitud de estas fechas pueda llevar entre 250 y 800 semillas.

Las muestras de excremento de vaca de 1990 tenían una media de 9,64 semillas/g., con una media de 32,2 semillas/g. el 1 de junio, y hasta 153 germinaciones en una muestra (51 semillas/g.). En mayo de 1991 y 1992 las muestras contenían una media de 10,7 y 4,25 semillas/g. respectivamente, y la media de toda la serie de recolecciones llegó a 3,57 germinaciones por gramo de excremento seco. El máximo encontrado fué de 53 germinaciones en una muestra del 23 de mayo de 1991 (17,7 semillas/g.).

El diferente patrón dispersivo de los herbívoros, representado en el ANOVA de la Tabla 3.3 por el término interacción fecha x especie animal, es especialmente notable en las muestras de 1990 debido a su periodicidad quincenal. Las máximas densidades de semillas viables en los excrementos de conejo y vaca tienen lugar entre finales de mayo e inicios de junio, mientras que el máximo del ciervo está desplazado hacia la mitad del verano. El momento de máxima dispersión de semillas en los excrementos de gamo, por contra, tiene lugar al final del invierno. Estas diferencias encuentran su base en las especies más abundantemente dispersadas

por cada herbívoro: anuales de ciclo vernal en el gamo, jaras y especies higrófitas en el ciervo, y diferentes especies arvenses en el conejo y la vaca.

En las muestras de 1991-92, los máximos de la vaca y el conejo se dan también en los excrementos de final de la primavera, y el de ciervo en los de mediados de julio. El gamo, de forma sorpresiva, alcanza su máximo a finales de septiembre (aunque con una varianza muy alta) y no presenta un máximo al final del invierno como el encontrado en la primera serie de muestras. No obstante, dicho máximo puede haber pasado inadvertido por el distanciamiento temporal entre muestras en las citadas fechas (24 de febrero y 7 de abril) o no haber ocurrido como consecuencia de las condiciones meteorológicas del año 1992.

La variabilidad interanual en la densidad de semillas que contienen los excrementos, como ha quedado en evidencia en los comentarios anteriores, es también muy grande. Para analizarla se han agrupado las muestras según el mes en que fueron recolectadas, y se han realizado las comparaciones posibles: entre las muestras de abril, mayo y junio de los tres años; y entre las muestras recolectadas durante el período abril-agosto de los años 1990 y 1991. Agrupando las muestras de esta manera se observa que a la diferencia entre animales y fechas de recolección (en este caso meses) se suma una diferencia significativa entre años así como diferencias significativas asociables a los factores herbívoro x año, año x mes, y herbívoro x año x mes (Tabla 3.4). Estas interacciones responden al diferente comportamiento dispersivo de los herbívoros entre años (recordemos el aumento de semillas en las muestras de ciervo frente a la disminución del resto de los animales), y al desplazamiento de los máximos entre años (en general se adelantan en 1991 y 1992). Las diferencias debidas al factor año entre 1990 y 1991 no son significativas debido al desmesurado aumento del número de semillas en los excrementos de ciervo en el segundo año, que equilibra en parte la disminución generalizada de la densidad de semillas en los excrementos.

3.1.2. Variabilidad temporal en el número de especies dispersadas en los excrementos

Si la densidad de semillas de los excrementos presenta un claro patrón estacional, esta dependencia respecto de la fecha de recolección es aún más evidente en el

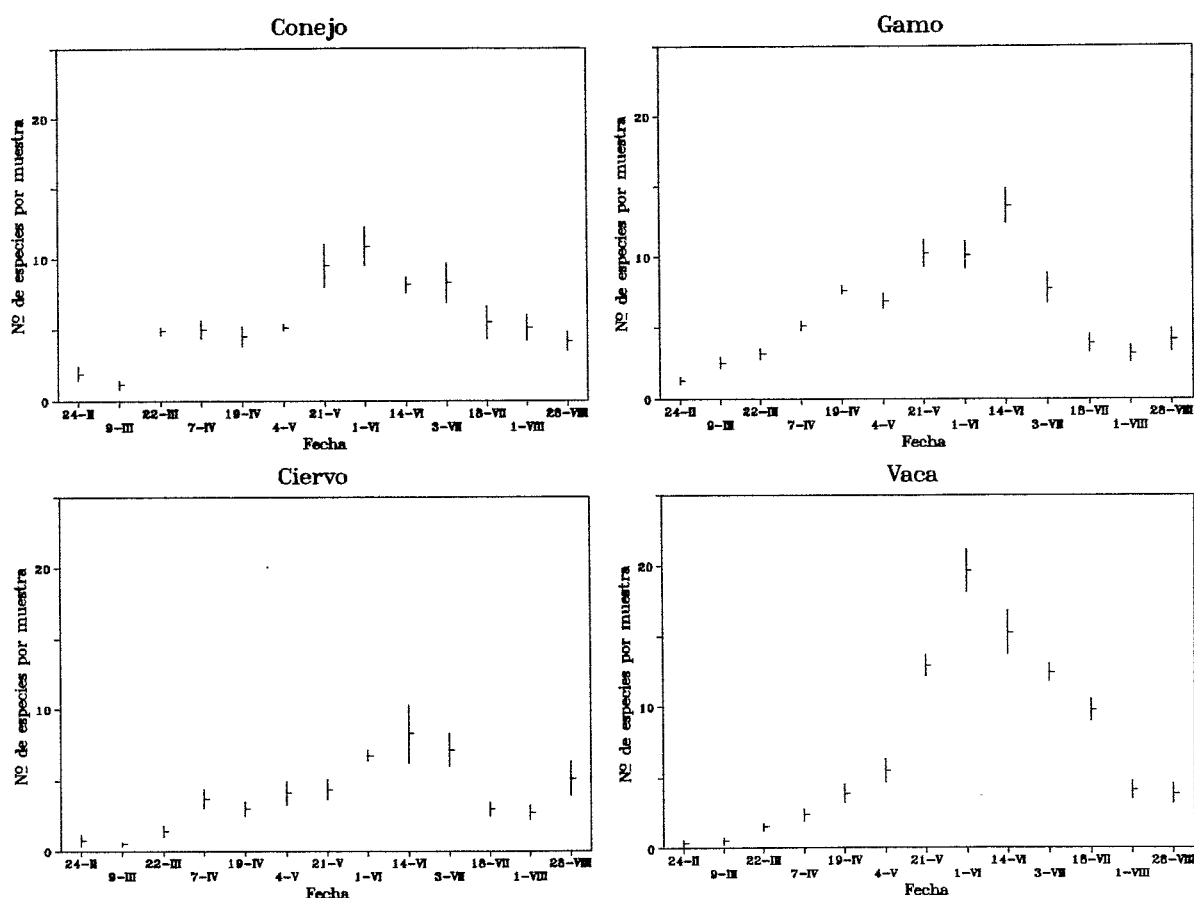


Figura 3.3. Número de especies (media \pm error típico) germinadas en las muestras de excrementos de los cuatro herbívoros recolectadas a lo largo del período febrero-agosto de 1990.

número de especies cuyas semillas aparecen en cada muestra de excremento (Figuras 3.3 y 3.4).

La estacionalidad, y las diferencias entre animales en el número de especies dispersadas comentadas anteriormente, se reflejan en la existencia de diferencias significativas en el número de especies por muestra de excremento entre herbívoros y entre fechas de recolección (test ANOVA, $p < 0,01$, Tabla 3.5). Pese a la aparente similitud entre herbívoros de la variación estacional del número de especies dispersadas, se detectan también diferencias asociadas al factor herbívoro x fecha (Tabla 3.5).

Las muestras de excrementos de conejo recolectadas en 1990 contenían una media de 5,69 especies, alcanzándose el máximo de 10,9 el 1 de junio. En las de 1991-92 la media únicamente alcanza las 3,01 especies por muestra, y en ambos

Tabla 3.5. ANOVA del efecto herbívoro, fecha de recolección y la interacción herbívoro x fecha de recolección sobre el número de especies por muestra de excremento en las muestras tomadas en 1990 y 1991-92.

1990				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Herbívoro	3	181,22	32,362	0,000
Fecha	12	405,89	72,485	0,000
Herbívoro x fecha	36	40,31	7,198	0,000
Error	363	5,60		
1991-92				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Herbívoro	3	32,82	10,239	0,000
Fecha	12	122,39	38,182	0,000
Herbívoro x fecha	36	11,03	3,442	0,000
Error	362	3,20		

Tabla 3.6. ANOVA del efecto del herbívoro, el año y mes de recolección, y la interacción entre factores sobre el número de especies por muestra de excremento. Para la comparación entre 1990, 1991 y 1992 se han utilizado los datos correspondientes a las recolecciones llevadas a cabo en abril, mayo y junio. La comparación entre 1990 y 1991 se basa en los datos del período abril-agosto de ambos años.

1990-1991-1992				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Herbívoro	3	172,30	24,073	0,000
Año	2	419,09	58,554	0,000
Mes	2	338,04	47,230	0,000
Herbívoro x año	6	23,22	3,244	0,004
Herbívoro x mes	6	38,98	5,447	0,000
Año x mes	4	184,50	25,778	0,000
Herbívoro x año x mes	12	31,35	4,380	0,000
Error	347	7,16		
1990-1991				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Herbívoro	3	168,76	22,206	0,000
Año	1	477,37	62,815	0,000
Mes	4	337,46	44,405	0,000
Herbívoro x año	3	25,00	3,290	0,021
Herbívoro x mes	12	51,33	6,754	0,000
Año x mes	4	140,33	18,466	0,000
Herbívoro x año x mes	12	14,29	3,196	0,000
Error	439	7,60		

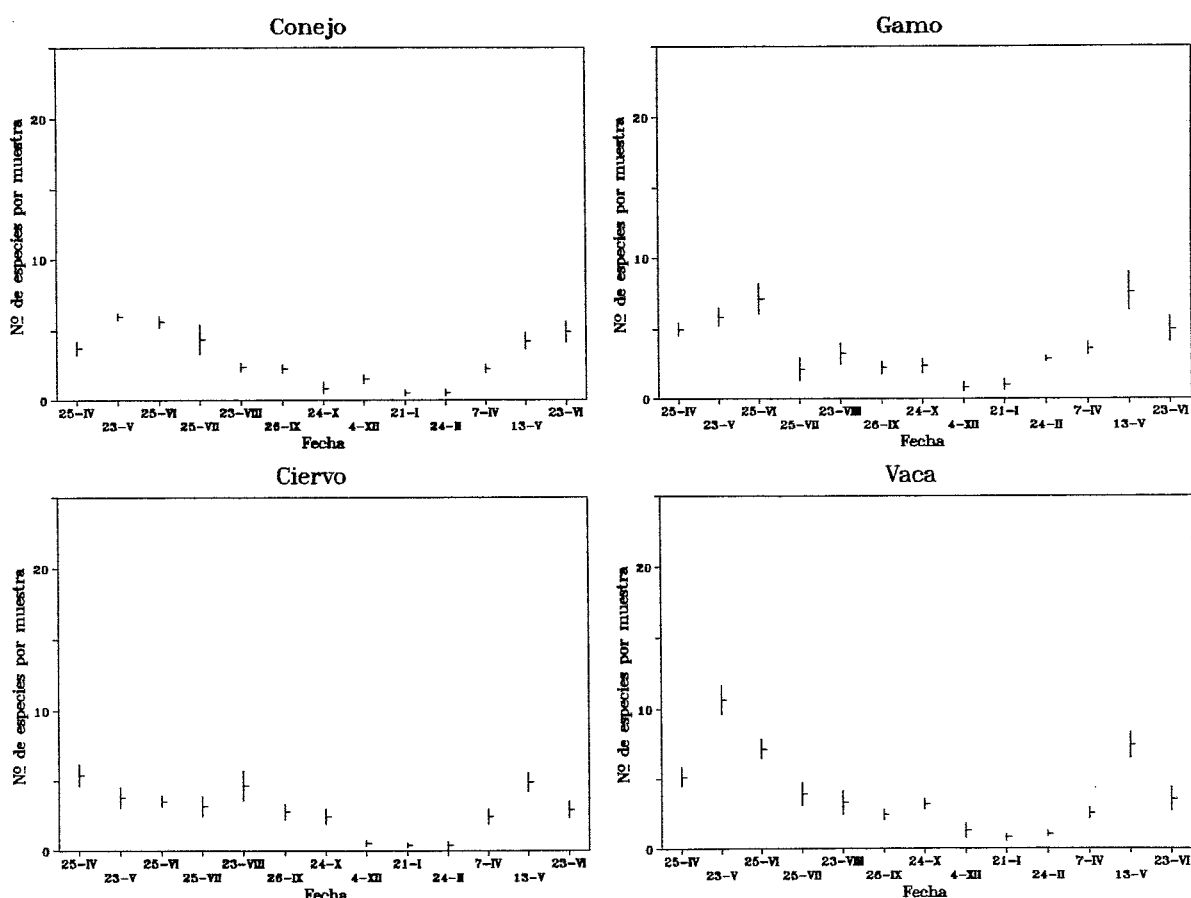


Figura 3.4. Número de especies (media \pm error típico) germinadas en las muestras de excrementos de los cuatro herbívoros recolectadas entre abril de 1991 y junio de 1992.

años las máximas densidades de especies encontradas son bastante inferiores a las del primer año de muestreo (6,00 y 4,88 respectivamente).

En 1990, las muestras de gamo poseían una media de 6,11 especies y aquéllas recolectadas el 14 de junio 13,6. De nuevo se observa que las muestras de 1991-92 contenían un menor número de especies, sólo 3,77 de media. Las muestras de ambos años con mayores densidades de especies únicamente alcanzaron las 7,12 especies por muestra el 25 de junio de 1991 y las 7,62 el 13 de mayo de 1992.

El ciervo, pese a dispersar en conjunto un número de especies algo inferior al gamo y bastante superior al conejo (Tabla 3.2), es el animal para el que germinó un menor número de especies por muestra de excremento. En 1990, dichas muestras contenían una media de 3,91 especies y 2,88 en 1991-92. La máxima densidad de especies tuvo lugar en diferentes meses en los tres años de

estudio: el 14 de junio en 1990 (8,25 especies por muestra), el 25 de abril en 1991 (5,38) y el 13 de mayo en 1992 (4,88).

La vaca, de forma contraria al ciervo, mantiene su posición de herbívoro que dispersa un mayor número de especies cuando se analizan las muestras individualmente. En las muestras de 1990 había una media de 7,08 especies, y el día 1 de junio este valor alcanzó las 19,6 especies por muestra. En 1991 y 1992 se produjo un descenso de estos valores, quedando en 3,99 de media para el conjunto de las muestras y en 10,6 y 7,38 en los máximos de ambos años (25 de junio y 13 de mayo respectivamente).

Dado lo comentado anteriormente, no es de extrañar que en las comparaciones interanuales del número de semillas por muestra de excremento se vuelvan a repetir las diferencias entre herbívoros, años, meses y las interacciones entre estos factores (Tabla 3.6).

3.2. Análisis taxonómico de las semillas dispersadas

El análisis taxonómico de las semillas dispersadas por los cuatro herbívoros, aparte de su interés intrínseco, facilita la comprensión de los resultados presentados anteriormente sobre número de semillas y especies germinadas de las muestras individuales de excrementos. A fin de clarificar la exposición de este análisis taxonómico, se han agrupado las muestras de los diferentes años por estaciones astronómicas. En el análisis a nivel de familia se han juntado las muestras de cada estación de los diferentes años para los que se han obtenido datos. Por contra, en el análisis específico se tratan las estaciones de los diferentes años por separado para mostrar con más detalle la variación interanual, que con frecuencia se debe a sustituciones entre las especies más abundantes por otras de la misma familia.

3.2.1. Conejo

En las muestras de excremento de conejo se han encontrado un total de 62 especies de 17 familias, 52 especies en las muestras de 1990 y 44 en las de 1991-92 (Tabla 3.2). En total se han encontrado en los excrementos de conejo un 40,4% de las especies más frecuentes de la finca.

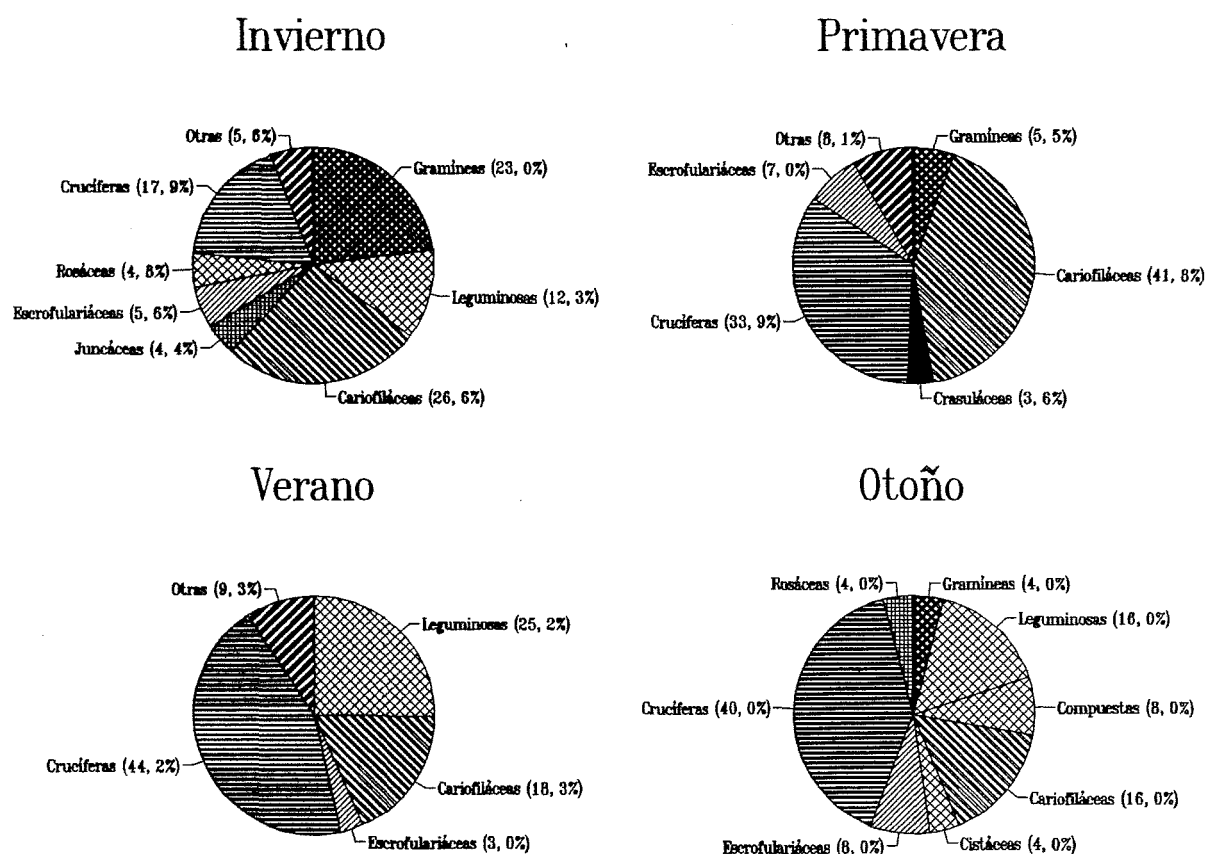


Figura 3.5. Composición taxonómica de las semillas germinadas de las muestras de excremento de conejo divididas según estaciones astronómicas.

Entre las semillas dispersadas se encuentran principalmente cariofiláceas (9 especies) y crucíferas (6 especies), familias que predominan en la mayoría de las estaciones, y en especial en la primavera y el verano (Figura 3.5). Las leguminosas (6 especies), pese a su reducida abundancia en las muestras de primavera, son la siguiente familia con semillas más abundantes en los excrementos de conejo.

En invierno, los excrementos de conejo contienen únicamente entre 0,2 y 3,0 semillas por gramo y son las cariofiláceas (27%) la familia más dispersada debido principalmente a la diseminación de *Stellaria media* y *Cerastium semidecandrum* (Figura 3.5 y Tabla 3.7). Las gramíneas le siguen en abundancia (23%) debido a la presencia de una gran cantidad de semillas de *Poa annua*. Estas especies fueron las más abundantes en las muestras de 1990, mientras que en 1992 ocuparon este lugar *Sisymbrium runcinatum* (crucífera) y *Trifolium suffocatum*

Tabla 3.7. Especies más abundantes en los excrementos de conejo durante las estaciones astronómicas estudiadas. Se indican en **negrita** las especies con abundancia media igual o mayor de una semilla por gramo de excremento, en letra *normal* las especies con abundancias entre 0,33 y 1 semilla por gramo, y en letra *pequeña* las especies más abundantes que no alcanzan las 0,33 semillas por gramo.

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
1990	<i>Poa annua</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Cerastium</i> <i>semidecandrum</i> , <i>Aphanes microcarpa</i> , <i>Juncus inflexus</i>	<i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Spergularia purpurea</i> , <i>Sagina apetala</i> , <i>Herniaria hirsuta</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Polycarpon tetraphyllum</i> , <i>Crassula tillaea</i>	<i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Trifolium suffocatum</i> , <i>Herniaria hirsuta</i> , <i>Spergularia purpurea</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Juncus inflexus</i> , <i>J. bufonius</i>	
1991		<i>Sagina apetala</i> , <i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Spergularia purpurea</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Crassula tillaea</i> , <i>Trifolium suffocatum</i>	<i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Trifolium suffocatum</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Trifolium glomeratum</i> , <i>Veronica arvensis</i>	<i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Trifolium suffocatum</i>
1992	<i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Trifolium suffocatum</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Spergularia purpurea</i> , <i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Sagina apetala</i>		

(leguminosa) con densidades de semillas muy inferiores a las alcanzadas en 1990 por las especies ya comentadas.

La primavera, estación en que los excrementos de conejo llevan la mayor densidad de semillas (2-17 semillas/g.), cariofiláceas (42%) y crucíferas (34%) son las familias cuyas especies son más abundantemente dispersadas. Aunque no todos los años en el mismo orden, *Sisymbrium runcinatum* y *Capsella bursa-pastoris* son las dos crucíferas de las que más semillas germinaron de las muestras de 1990, 1991 y 1992. Otro tanto ocurre con *Sagina apetala* y *Spergularia purpurea* entre las cariofiláceas, pareja de especies a las que se suma entre las más abundantes *Herniaria hirsuta* en la primavera de 1991. *Veronica arvensis*

(escrofulariácea) se encuentra también entre las especies más abundantemente dispersadas en 1990 y 1991.

En los veranos de estos dos años, con densidades entre 1 y 11 semillas por gramo de excremento, *Sisymbrium runcinatum* y *Trifolium suffocatum* son las especies más abundantes y llevan a las crucíferas (44%) y las leguminosas (25%) a ser las familias más dispersadas en esta estación. Entre las leguminosas, *Biserrula pelecinus* y *Trifolium glomeratum* son también relativamente abundantes en las muestras del verano de 1991. Las cariofiláceas (18%) aparecen también entre las familias con semillas más abundantes en los excrementos debido una vez más a las densidades de semillas de *Spergularia purpurea* y *Herniaria hirsuta*.

En las muestras del otoño de 1991, con sólo 0,3-0,7 semillas por gramo de excremento, aparecen de nuevo *Sisymbrium runcinatum* y *Trifolium suffocatum* como especies más abundantes, y se repite la tríada crucíferas (40%), leguminosas (16%) y cariofiláceas (16%) como familias más dispersadas.

3.2.2. Gamo

De las muestras de excremento de gamo germinaron 83 especies de 25 familias distintas, con 67 y 61 especies germinadas respectivamente de los excrementos recolectados en 1990 y 1991-92 (Tabla 3.2). Entre estas especies se encuentra un 44,4% de las que componen la lista de las más frecuentes en el Castillo de Viñuelas.

De nuevo las cariofiláceas (9 especies) se encuentran entre las familias más abundantemente dispersadas, aunque en este caso se le unen cistáceas (2 especies), juncáceas (3 especies), leguminosas (11 especies) y gramíneas (13 especies, Figura 3.6).

En invierno, cuando los excrementos de gamo llevan entre 1 y 33 semillas por gramo, las cariofiláceas (45%) y las gramíneas (18%) son las familias más abundantes. *Stellaria media* y *Poa annua* (Tabla 3.8) son las especies de ambas familias cuyas semillas más germinaron (medias de hasta 17 y 5 semillas por gramo de excremento respectivamente Anexo I). Compuestas (14%) y leguminosas (11%) son las otras dos familias más abundantes en esta estación, con *Sisymbrium*

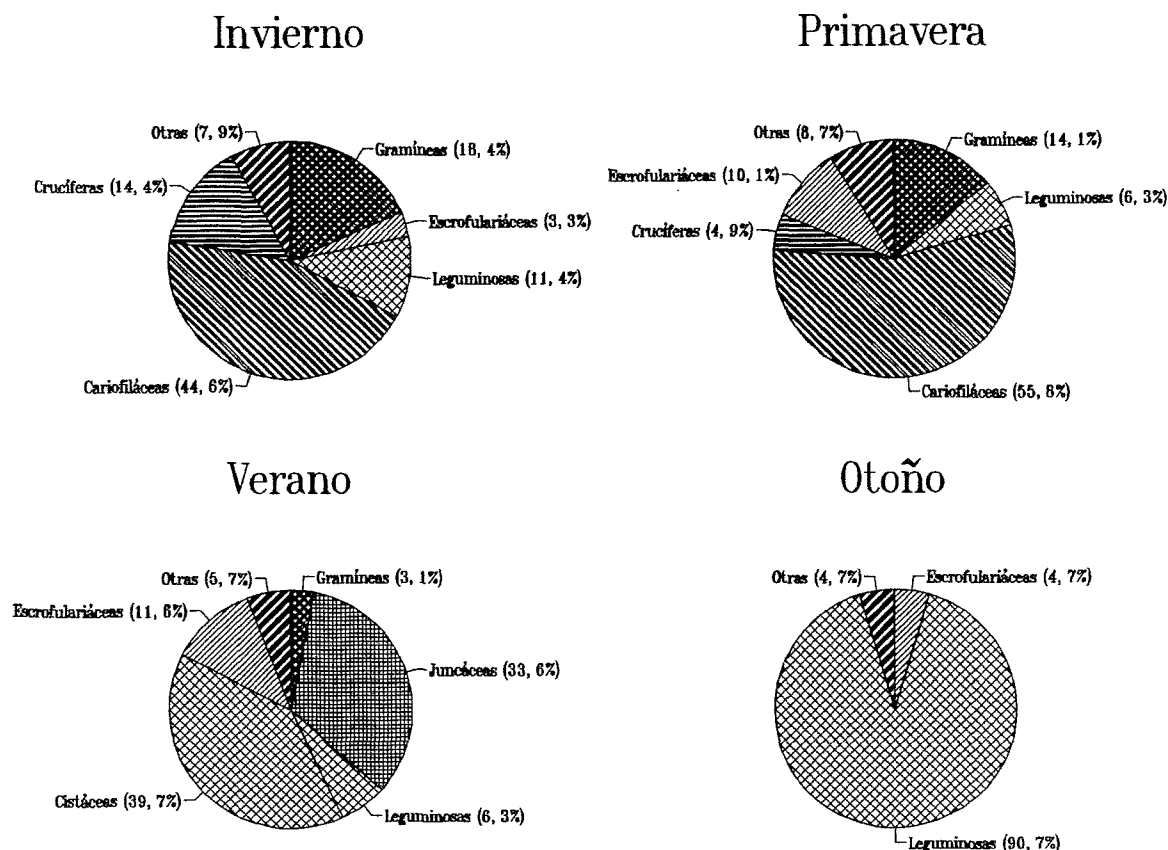


Figura 3.6. Composición taxonómica de las semillas germinadas de las muestras de excremento de gamo divididas según estaciones astronómicas.

runcinatum como especie más reseñable entre las primeras, y *Biserrula pelecinus*, *Trifolium repens* y *T. suffocatum* entre las segundas.

De las muestras de primavera, con 3-20 semillas por gramo de excremento, germinaron principalmente cariofiláceas (56%). *Stellaria media*, *Sagina apetala*, *Spergularia purpurea*, *Cerastium semidecandrum* y *C. glomeratum* se repiten como especies de esta familia con mayores densidades de semillas en los excrementos de gamo en las primaveras de los tres años estudiados. Las gramíneas (14%) son la segunda familia en importancia debido una vez más a la abundancia de *Poa annua*, aunque aparecen también en densidades reseñables las semillas de *Vulpia muralis* y *V. ciliata*. Las escrofulariáceas son también bastante abundantes (10%), debido mayormente a la dispersión de *Veronica arvensis*.

De las muestras de excremento de gamo recogidas en verano (con 2-21 semillas por gramo), germinaron principalmente cistáceas (40%), juncáceas (34%) y escrofulariáceas (12%). La abundancia de las cistáceas se debe al elevado

Tabla 3.8. Especies más abundantes en los excrementos de gamo durante las estaciones astronómicas estudiadas. Se indican en *negrita* las especies con abundancia media igual o mayor de una semilla por gramo de excremento, en letra *normal* las especies con abundancias entre 0,33 y 1 semilla por gramo, y en letra *pequeña* las especies más abundantes que no alcanzan las 0,33 semillas por gramo.

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
1990	<i>Stellaria media</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Cerastium semidecandrum</i> , <i>Sagina apetala</i> , <i>Trifolium repens</i> , <i>T. suffocatum</i>	<i>Stellaria media</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Sagina apetala</i> , <i>Cerastium semidecandrum</i> , <i>Aphanes microcarpa</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Arenaria leptocados</i> , <i>Geranium rotundifolium</i> , <i>G. molle</i> , <i>Spergularia purpurea</i>	<i>Juncus bufonius</i> , <i>Cistus ladanifer</i> , <i>Verbascum thapsus</i> , <i>Juncus inflexus</i> , <i>Herniaria hirsuta</i> , <i>Spergularia purpurea</i> , <i>Lolium rigidum</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Triticum aestivum</i>	
1991		<i>Sagina apetala</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Cerastium semidecandrum</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Chenopodium foliosum</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i>	<i>Cistus ladanifer</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Scirpus holoschoenus</i> , <i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Veronica arvensis</i>	<i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Trifolium tomentosum</i> , <i>Veronica arvensis</i>
1992	<i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Poa annua</i>	<i>Stellaria media</i> , <i>Spergularia purpurea</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>C. semidecandrum</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Vulpia ciliata</i> , <i>V. muralis</i> , <i>Aphanes microcarpa</i>		

número de semillas de jara (*Cistus ladanifer*) encontradas en los excrementos de verano, mientras que *Juncus bufonius* y *J. inflexus* son las juncáceas más abundantes en ellos. El gordolobo (*Verbascum thapsus*) es la escrofulariácea de la que más germinaciones se contabilizaron. Entre otras especies dispersadas llama la atención la presencia del trigo (*Triticum aestivum*), ingerido por los gamos seguramente en los campos de cultivo de la finca a los que se permite el acceso de los ungulados tras la recolección.

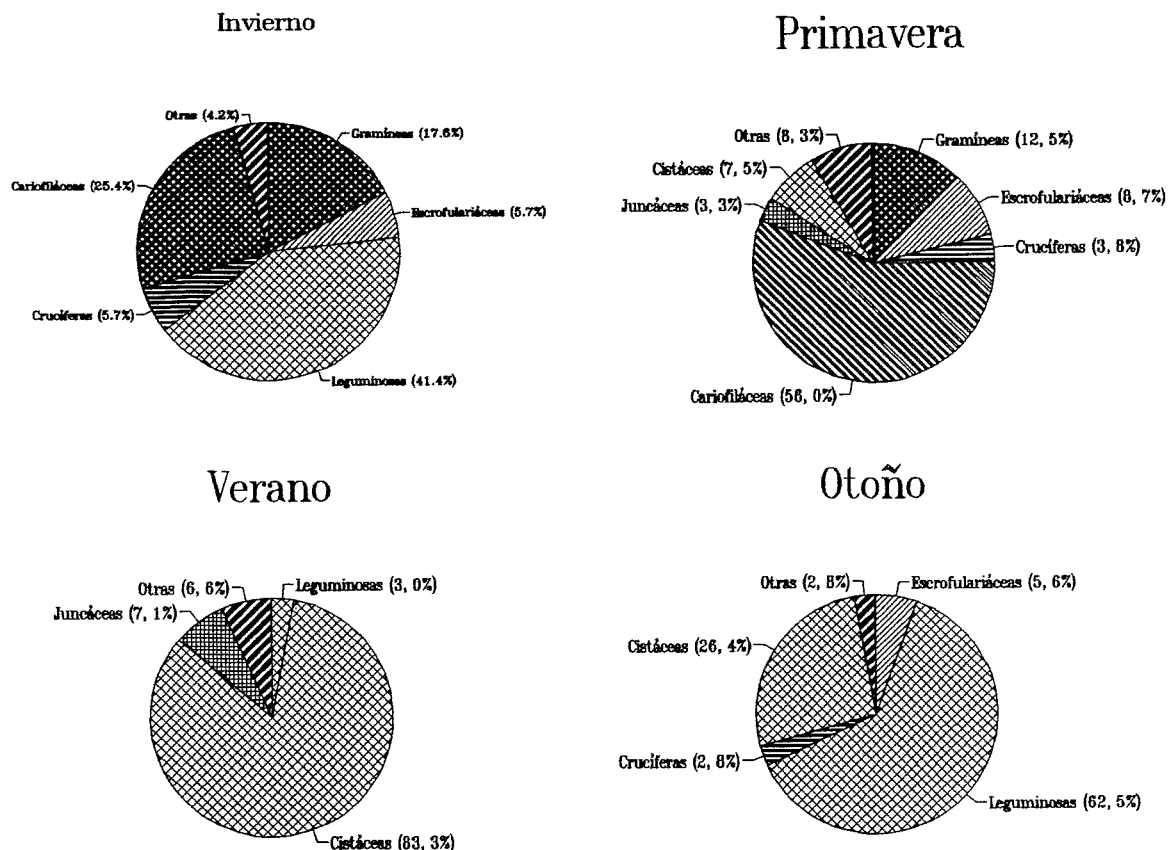


Figura 3.7. Composición taxonómica de las semillas germinadas de las muestras de excremento de ciervo divididas según estaciones astronómicas.

En las muestras de otoño de 1991, con 0,3-3 semillas por gramo de excremento, dominan absolutamente las leguminosas (91 %) debido principalmente a la diseminación de *Biserrula pelecinus*.

3.2.3. Ciervo

En las muestras de ciervo se encontraron 86 especies de 28 familias, con un total de 78 especies en las muestras de 1990, y 52 en las de 1991-92 (Tabla 3.2). En total se han encontrado en estas muestras un 49,5% de las especies más frecuentes en la finca.

El ciervo dispersa principalmente cistáceas (2 especies) y cariofiláceas (8 especies), familias más abundantes en las muestras de primavera y verano que es

cuando se concentra la práctica totalidad de la dispersión de semillas por este ungulado (Figura 3.7).

Las muestras de excrementos de ciervo de invierno llevan una pequeña densidad de semillas viables, entre 0,1 y 1 semillas por gramo, entre las que dominan las leguminosas (41%), cariofiláceas (25%) y gramíneas (18%). Las especies más abundantes, aunque con mínimas densidades de semillas, son *Biserrula pelecinus* y *Trifolium suffocatum* entre las leguminosas, *Stellaria media* entre las cariofiláceas y la gramínea *Poa annua* (Tabla 3.9).

En primavera, el ciervo dispersa bastantes más semillas (entre 2 y 14 semillas/g.), principalmente de cariofiláceas (56%), gramíneas (12%) y escrofulariáceas (9%). Entre las cariofiláceas vuelven a destacar *Spergularia purpurea*, *Stellaria media*, *Cerastium semidecandrum* y *C. glomeratum*. *Poa annua* y *Polypogon monspeliensis* son las gramíneas más abundantemente dispersadas, y *Veronica arvensis* la única escrofulariácea con una densidad de semillas en los excrementos apreciable. En 1991 aparece *Cistus ladanifer* (cistáceas, 8%) entre las especies más diseminadas.

El máximo dispersivo del ciervo tiene lugar en verano, estación en la que los excrementos del cérvido tienen una media de 11-83 semillas germinables por gramo y en la que se ha contabilizado la cifra récord de 1.057 germinaciones de *Cistus ladanifer* en una muestra de 3 g. Debido a esta intensa dispersión de las semillas de jara (en pleno verano son normales densidades de 40-50 semillas de esta especie por gramo de excremento, Anexo I), las cistáceas (83%) son la familia que domina en los excrementos de ciervo en esta época del año. La dispersión de *Juncus bufonius* y *J. inflexus* principalmente hace que las juncáceas representen el 7% de las germinaciones contabilizadas, y *Biserrula pelecinus* juega este papel de especie más dispersada entre las leguminosas (3%). *Polypogon monspeliensis* vuelve a aparecer con una densidad de semillas apreciable, más de 1 semilla por muestra de 3 g. en 1990. Como en el caso del gamo, *Triticum aestivum* aparece entre las otras especies dignas de mención.

En las muestras de otoño de 1991, con sólo 1-2 semillas por gramo de excremento, destacan las leguminosas (62%) debido principalmente a *Biserrula pelecinus* y *Trifolium suffocatum*, otra vez las cistáceas (26%) con *Cistus ladanifer* y las escrofulariáceas (6%) con *Veronica arvensis*.

Tabla 3.9. Especies más abundantes en los excrementos de ciervo durante las estaciones astronómicas estudiadas. Se indican en **negrita** las especies con abundancia media igual o mayor de una semilla por gramo de excremento, en letra *normal* las especies con abundancias entre 0,33 y 1 semilla por gramo, y en *pequeña* las especies más abundantes que no alcanzan las 0,33 semillas por gramo.

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
1990	<i>Stellaria media</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Cistus ladanifer</i>	<i>Spergularia purpurea</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>C. semidecandrum</i> , <i>Sagina apetala</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>Poa annua</i>	<i>Cistus ladanifer</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>J. inflexus</i> , <i>Polypogon monspeliensis</i> , <i>Triticum aestivum</i> , <i>Cucumis myriocarpus</i> , <i>Neotostema apulum</i>	
1991		<i>Cistus ladanifer</i> , <i>Cerastium semidecandrum</i> , <i>C. glomeratum</i> , <i>Sagina apetala</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Spergularia purpurea</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Vulpia muralis</i> , <i>Arenaria leptoclados</i>	<i>Cistus ladanifer</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>J. inflexus</i> , <i>Mentha pulegium</i>	<i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Cistus ladanifer</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Trifolium suffocatum</i> , <i>Sisymbrium runcinatum</i>
1992	<i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Trifolium suffocatum</i>	<i>Spergularia purpurea</i> , <i>Polypogon monspeliensis</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Juncus bufonius</i> , <i>Vulpia muralis</i>		

3.2.4. Vaca

La vaca es el herbívoro en cuyos excrementos se ha encontrado la mayor diversidad específica de semillas, con un total de 104 especies de 27 familias en el conjunto de las muestras (Tabla 3.2). Entre estas especies se encuentra un 56,6% de las consideradas más frecuentes en la finca.

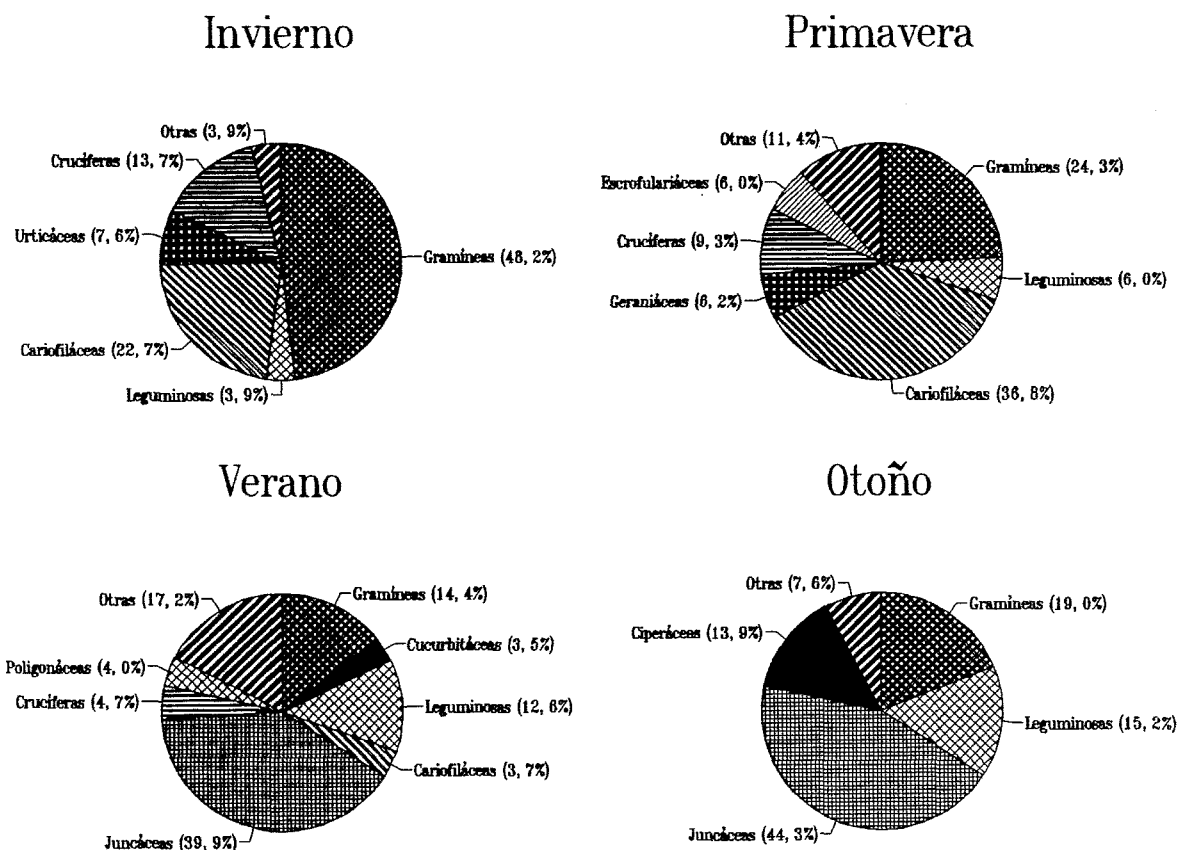


Figura 3.8. Composición taxonómica de las semillas germinadas de las muestras de excremento de vaca según estaciones astronómicas.

De las muestras de 1990 germinaron 92 especies distintas, y 66 lo hicieron de las de 1991-92. La diversidad de especies que dispersa y la menor dominancia de algunas de ellas en los excrementos hacen de la vaca el animal cuya labor dispersiva más se reparte entre diferentes familias taxonómicas. El hecho de que los excrementos de vaca contengan pocas semillas en otoño e invierno lleva a que las familias más dispersadas sean cariofiláceas (10 especies), gramíneas (21 especies) y juncáceas (3 especies, Figura 3.8).

En invierno la vaca apenas dispersa 0,1-1 semillas por gramo de excremento, entre las que dominan gramíneas (48%), cariofiláceas (23%) y crucíferas (14%). *Poa annua* es la especie más abundante entre las primeras, y la única que llega a 1 semilla por muestra en el invierno de 1992. *Stellaria media* es la cariofiláceas más diseminada, y *Sisymbrium runcinatum* la crucífera de la que más germinaciones se contabilizaron en estas muestras (Tabla 3.10).

Tabla 3.10. Especies más abundantes en los excrementos de vaca durante las estaciones astronómicas estudiadas. Se indican en **negrita** las especies con abundancia media igual o mayor de una semilla por gramo de excremento, en letra **normal** las especies con abundancias entre 0,33 y 1 semilla por gramo, y en *pequeña* las especies más abundantes que no alcanzan las 0,33 semillas por gramo.

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
1990	<i>Stellaria media</i> , <i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Urtica urens</i>	<i>Spergularia purpurea</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>Sagina apetala</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Tuberaria guttata</i> , <i>Ranunculus parviflorus</i> , <i>Arenaria leptoclados</i> , <i>Aphanes microcarpa</i> , <i>Cerastium semidecandrum</i> , <i>Geranium rotundifolium</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i>	<i>Jucus bufonius</i> , <i>J. inflexus</i> , <i>Lolium rigidum</i> , <i>Cucumis myriocarpus</i> , <i>Sisymbrium runcinatum</i> , <i>Trifolium tomentosum</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Amaranthus albus</i> , <i>Geranium rotundifolium</i> , <i>Ranunculus parviflorus</i>	
1991		<i>Poa annua</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Plantago lagopus</i> , <i>Vulpia muralis</i> , <i>Cerastium semidecandrum</i> , <i>Spergularia purpurea</i> , <i>Sagina apetala</i> , <i>Erodium cicutarium</i>	<i>Juncus bufonius</i> , <i>Lolium rigidum</i> , <i>Polygonum aviculare</i> , <i>Juncus inflexus</i>	<i>Juncus bufonius</i> , <i>Scirpus holoschoenus</i> , <i>Biserrula pelecinus</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i>
1992	<i>Poa annua</i>	<i>Vulpia muralis</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Poa annua</i>		

La primavera es la estación en que más semillas dispersa la vaca (1-32 por gramo de excremento), especialmente al final de la estación. En estas fechas dominan las cariofiláceas (37%), básicamente *Cerastium glomeratum*, *C. semidecandrum*, *Spergularia purpurea*, *Stellaria media*, *Sagina apetala* y *Arenaria leptoclados*. Les siguen en abundancia las gramíneas (24%), debido principalmente a *Poa annua* pero también a otras como *Vulpia muralis*. Entre las crucíferas (9% de las germinaciones), *Capsella bursa-pastoris* es la especie más abundante. Otras tres familias con bastantes semillas en los excrementos son las geraniáceas, escrofulariáceas y leguminosas (las tres con el 6%). Entre las primeras destacan por su abundancia *Geranium rotundifolium* y *Erodium cicutarium*, mientras

Veronica arvensis es la escrofulariácea más diseminada y *Biserrula pelecinus* ocupa ese lugar entre las leguminosas. Otras especies reseñables son *Tuberaria guttata* (cistácea), *Ranunculus parviflorus* (ranunculácea), *Aphanes microcarpa* (rosácea) y *Plantago lagopus* (plantaginácea).

En verano, con densidades entre 1 y 10 semillas por gramo de excremento, la vaca dispersa principalmente juncáceas (40%), gramíneas (14%) y leguminosas (13%), aunque el número de familias dispersadas es muy elevado (26). *Juncus bufonius* y *J. inflexus* aparecen tanto en el verano de 1990 como en el de 1991 entre las especies con semillas más abundantes en los excrementos y son responsables casi por completo del porcentaje alcanzado por las juncáceas. *Lolium rigidum* es la única gramínea cuya germinación en las muestras de verano merece ser reseñada, y entre las leguminosas se encuentran en similar situación *Trifolium tomentosum* y *Biserrula pelecinus*. Otras especies con densidades de semillas superiores a 1 por muestra de 3 g. son *Cucumis myriocarpus* (cucurbitáceas, 4%) y *Sisymbrium runcinatum* (crucíferas, 5%); y con densidades algo inferiores *Polygonum aviculare* (Poligonáceas, 4%) y una serie de cariofiláceas (4%).

Los excrementos de vaca de otoño, con 0,5-3 semillas por gramo, contienen principalmente juncáceas (44%), gramíneas (19%), leguminosas (15%) y ciperáceas (14%). Las especies más abundantemente diseminadas de estas cuatro familias, en el mismo orden, son *Juncus bufonius*, *Digitaria sanguinalis*, *Biserrula pelecinus* y *Scirpus holoschoenus*.

3.3. Relaciones entre los herbívoros como dispersantes

A lo largo de la exposición anterior ha quedado en evidencia que, aunque los herbívoros presentan diferencias como dispersantes, entre las especies de las que más germinaciones se contabilizaron se repiten bastantes en los cuatro animales. Fruto de esta repetición de las mismas especies entre las que más semillas diseminan en el interior de excrementos, los análisis demuestran una alta similitud (semicuantitativa) en la dispersión de semillas por los cuatro herbívoros.

El escalado bidimensional de los espectros dispersivos de los cuatro herbívoros (Figura 3.9) muestra que la principal fuente de variación en los mismos se encuentra asociada con la estacionalidad de la dispersión, mientras que la

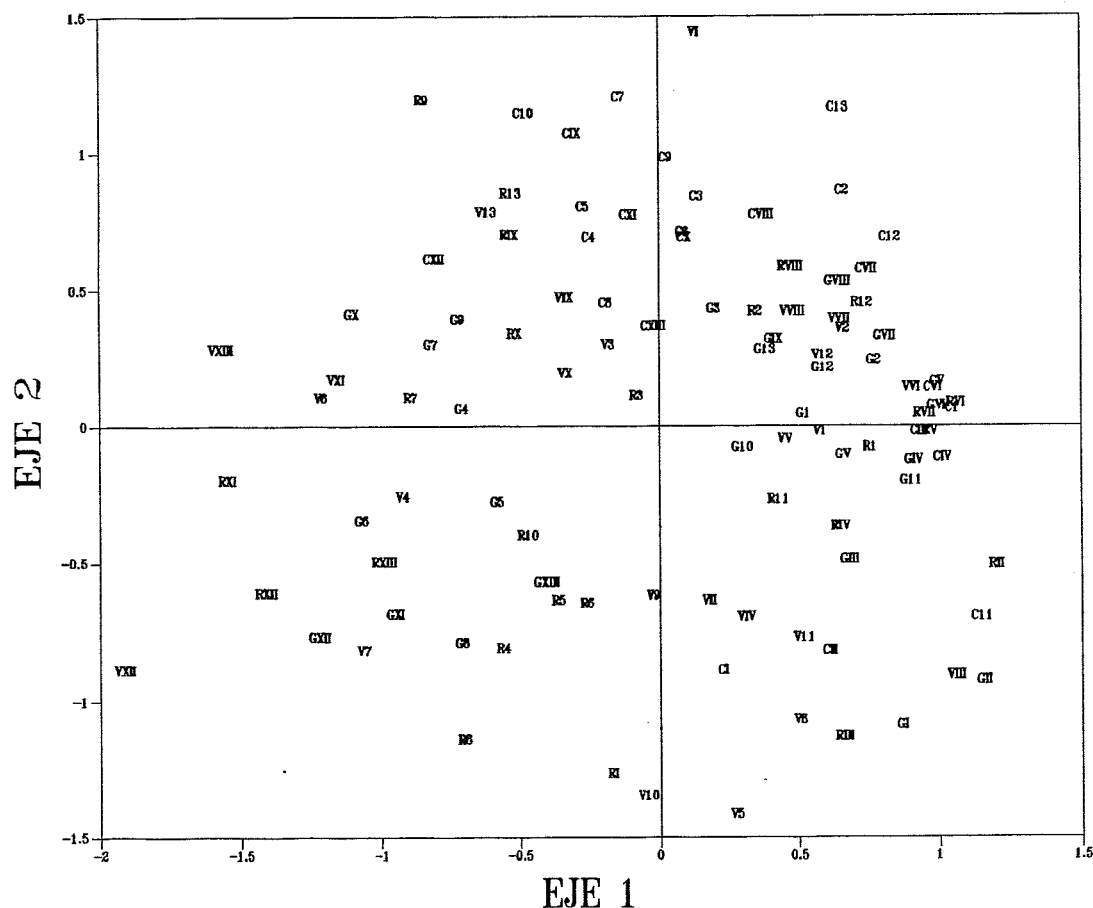


Figura 3.9. Ordenación espacial de los espectros dispersivos de los cuatro herbívoros en las 26 fechas de recolección. Los espectros se identifican como sigue: C, conejo; G, gamo; R, ciervo y V, vaca. Las recolecciones se indican por medio de su número de orden dentro de cada serie, en números romanos las de 1990 y árabes las de 1991-92.

especie animal ejerce un papel secundario en la composición de las semillas diseminadas en sus excrementos. Aunque la figura es de difícil interpretación por el número de puntos representados, sí es fácilmente apreciable la proximidad de las muestras de diferentes animales tomadas en cada fecha. Un análisis más detallado muestra que las recolecciones correspondientes al mismo mes de diferentes años se hallan también próximas entre sí. Así, por ejemplo, las muestras identificadas con los números VI y VII, correspondientes a mayo de 1990 están próximas a las de este mes de 1991 y 1992 (2 y 12 respectivamente). Esta proximidad es menos evidente en las muestras de otros meses, hecho sobre el que se volverá posteriormente.

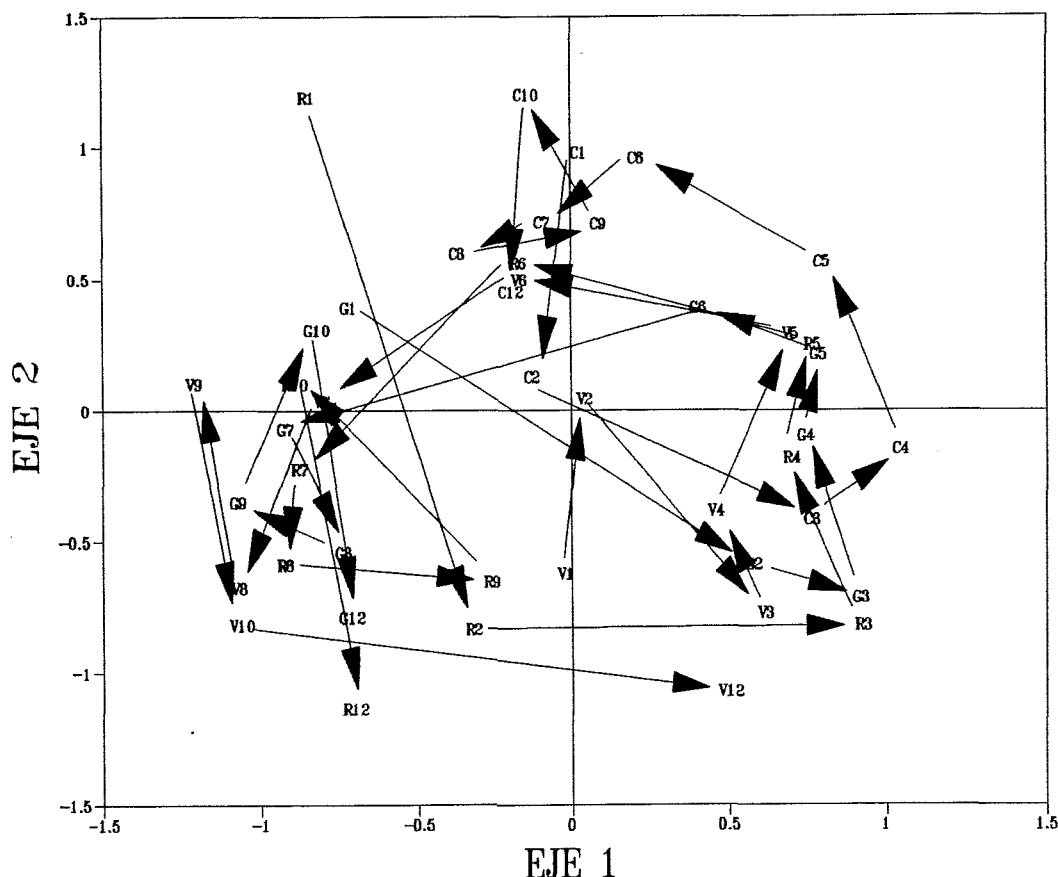


Figura 3.10. Representación de los centroides mensuales de los espectros dispersivos, calculados como la media de las coordenadas en la ordenación espacial de los espectros dispersivos de los cuatro herbívoros en las recolecciones de cada mes (Figura 3.9). Los centroides se identifican como sigue: C, conejo; G, gamo; R, ciervo y V, vaca; seguidos del número de orden del mes correspondiente. Las flechas unen secuencialmente los centroides de los diferentes meses de cada especie animal. de los centroides de cada herbívoro mediante flechas permite visualizar la evolución temporal del contenido de semillas de los excrementos.

Debido a la complejidad de la Figura 3.9 y a la proximidad de las muestras de cada mes en diferentes años, en la Figura 3.10) se representa una simplificación de la misma. En esta figura se muestran los centroides mensuales de los espectros dispersivos de los cuatro herbívoros, calculados como la media de las coordenadas de todas las muestras de un mismo animal y mes de forma independiente del año de su recolección. La unión secuencial

En esta representación se observa una clara tendencia hacia una situación cíclica en que los espectros dispersivos de todos los herbívoros realizan un

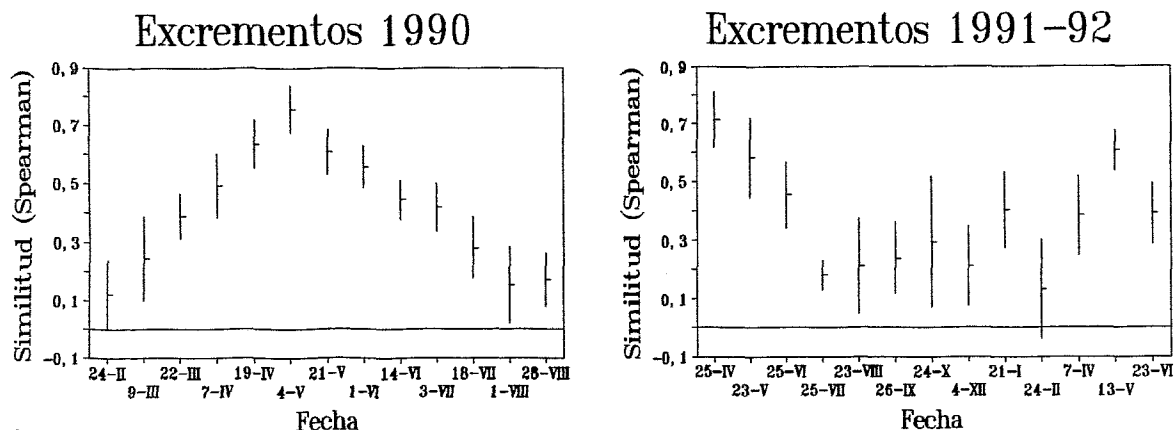


Figura 3.11. Similitud (media \pm desviación típica) entre los espectros dispersivos de los cuatro herbívoros tomados de dos en cada fecha de recolección de excrementos.

recorrido muy similar sobre el plano de ordenación, dando una vuelta completa al mismo cada año. Otros tres detalles de interés son observables en la figura: (a) el recorrido del conejo es en parte diferente del de los otros tres herbívoros, (b) los centroides están bastante agrupados en torno a dos áreas opuestas del plano, y (c) las distancias entre los centroides de los cuatro herbívoros son distintas a lo largo del ciclo anual.

El recorrido llevado a cabo por los espectros dispersivos mensuales del conejo en el plano de ordenación es más corto que el de los otros tres herbívoros, y apenas se adentra en la mitad izquierda del plano de ordenación. Además, la exclusión de los espectros dispersivos del conejo del cuadrante inferior izquierdo del plano de ordenación es completa, como puede apreciarse en la Figura 3.9.

En segundo lugar, se aprecia una agrupación de los espectros de los cuatro herbívoros de marzo a mayo en la parte derecha de la figura, y otra en la parte izquierda del plano en la que se encuentran, con la salvedad de los del conejo, los espectros dispersivos de los meses de julio a diciembre. Los correspondientes al conejo, por su parte, se encuentran agrupados en las proximidades del 0 del eje 1 y en una parte más alta de la figura.

Por último, la distancia que separa los centroides de los cuatro animales varía entre meses, siendo mínima en primavera (marzo, abril y especialmente mayo). Volviendo a los datos originales, las similitudes medidas con la r de Spearman en que se basa la representación, se observa que la similitud entre herbívoros muestra un claro patrón estacional en ambas series de muestras,

Tabla 3.11. Similitud media entre los herbívoros como dispersantes calculada como la media de los coeficientes de correlación de Spearman entre los espectros dispersivos de cada par de herbívoros en las 26 fechas en que se recolectaron muestras. En la línea inferior se incluye la mediana de cada serie de coeficientes de correlación seguida de una letra que se repite en aquellas indistinguibles en el test de Wilcoxon con $p < 0,05$.

	Similitud entre herbívoros		
	Conejo	Gamo	Ciervo
Gamo	0,408 0,419 ^a		
Ciervo	0,353 0,358 ^{b,c}	0,494 0,491	
Vaca	0,295 0,275 ^c	0,408 0,369 ^{a,b}	0,361 0,334 ^{a,b}

alcanzando el máximo en la recolección más próxima al día 1 de mayo de los tres años para los que se disponen datos (Figura 3.11). Por tanto, la similitud entre los cuatro herbívoros como dispersantes tiene una primera fuente de variación asociada a la estacionalidad de la dispersión de semillas, pero existen diferencias de menor entidad entre los herbívoros que quedan parcialmente camufladas en el análisis de ordenación.

Así se puede ver en la Tabla 3.11 que el ciervo y el gamo son los dos herbívoros cuyos excrementos tienen un contenido de semillas significativamente más similar entre sí. Se puede ver también en esta tabla que el gamo se encuentra en una situación intermedia entre los otros dos herbívoros, con las similitudes medias respecto a ellos por encima de 0,4. Los espectros dispersivos del gamo y la vaca llegan a ser estacionalmente muy similares entre sí ($r=0,925$ el 4-V-1990), pero son muy diferentes en otoño e invierno (p.e. $r=-0,022$ el 24-II-1990).

El ciervo es algo más parecido a la vaca que al conejo (no significativamente), y este último está significativamente más lejos de la vaca que cualquier otro par de herbívoros entre sí con la excepción de la pareja conejo-ciervo ($p=0,096$, marginalmente significativo). Estas relaciones entre herbívoros se han esquematizado en la Figura 3.12.

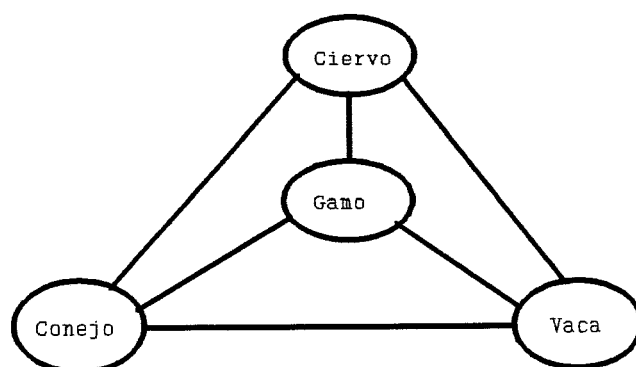


Figura 3.12. Representación simplificada del parecido como dispersantes de semillas entre los cuatro herbívoros objeto de estudio. La distancia a que se representan los animales es proporcional a la disimilitud entre los mismos (Tabla 3.11).

3.4. Relaciones entre producción de semillas y dispersión

En el conjunto de los muestreos de fructificación del pastizal de 1990 se encontraron 59 especies, cifra inferior a la obtenida por germinación de las muestras de excremento de todos los herbívoros con la excepción del conejo. Estos muestreos presentan un patrón fenológico en el número de especies detectadas (Figura 3.13) muy similar al comentado anteriormente para el número de especies germinadas por muestra de excremento (Figura 3.3). En este caso, el máximo número de especies se encontró el 21 de mayo (41 especies), lo que representa un adelanto de la fecha del máximo respecto de la que se encontró para los excrementos de los herbívoros.

Realizando una ordenación de los espectros dispersivos de los cuatro herbívoros junto con los datos de fructificación tomados en las mismas fechas, se observan varios hechos interesantes (Figura 3.14).

Por un lado, se encuentra que los espectros dispersivos se ordenan de una forma cíclica similar a la observada en el apartado anterior en que se juntaron los datos de dispersión de diferentes años (Figura 3.10). De nuevo la fecha es el primer factor de variabilidad, y los animales se encuentran próximos entre sí en

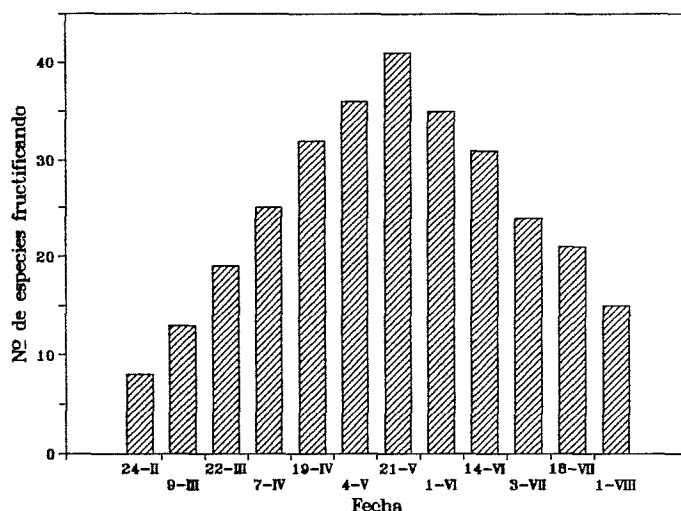


Figura 3.13. Variación del número de especies detectadas en los muestreos de fructificación del pastizal a lo largo del período marzo-agosto de 1990.

cada fecha de recolección, en especial a finales de abril y principios de mayo. Los muestreos del pastizal describen una trayectoria temporal que tiene la misma dirección de giro que la de las muestras de excrementos, pero dicha trayectoria no se cierra de forma circular como en el caso anterior, sino que finaliza cerca del extremo superior izquierdo de la figura.

Se puede ver también que los espectros dispersivos de los herbívoros presentan una similitud no muy alta con la fructificación del pastizal, de la que se encuentran próximos únicamente durante un lapso de tiempo relativamente corto. Así, los muestreos del pastizal posteriores a mediados de mayo (el número 7) se encuentran arrinconados en el extremo superior izquierdo de la figura, separados de la dirección descendente que toman las muestras de los herbívoros.

Además, se aprecia un "retraso" en los espectros dispersivos de los herbívoros respecto de los muestreos del pastizal, de modo que las muestras de excrementos de cada fecha se hallan más próximas a las del pastizal de una fecha anterior que a las de la suya. El retraso ronda las 3 fechas de recolección, equivalentes a un mes.

Por último, las muestras de conejo son las más similares a los muestreos de fructificación, y vuelven a no adentrarse en ningún momento en el cuadrante inferior izquierdo de la figura. Así, las muestras del lagomorfo del final de la

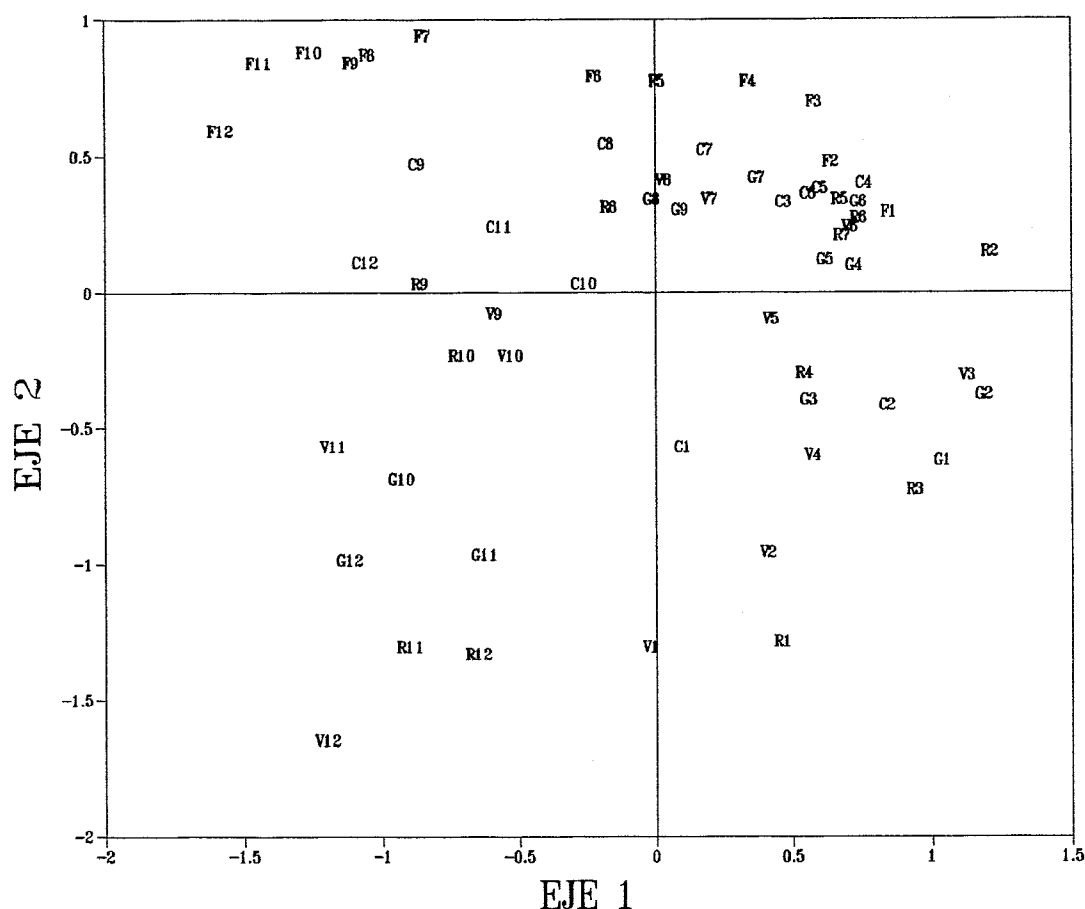


Figura 3.14. Resultado de la ordenación de los espectros dispersivos de los cuatro herbívoros junto con las estimaciones de producción de semillas por el pastizal. Los códigos utilizados en la figura son los siguientes: C, espectros dispersivos de conejo; G, de gamo; R, de ciervo; V, de vaca y F, muestreos de fructificación. El número que sigue a cada letra indica el orden de recolección/muestreo al que pertenece.

primavera y el verano se encuentran en el cuadrante superior izquierdo de la figura, donde se acumulan también los muestreos del pastizal de estas fechas.

Volviendo a los coeficientes de correlación originales sobre los que se basa la representación gráfica anterior, se observa que el contenido de semillas de los excrementos de conejo en cada fecha es significativamente más similar a la oferta de semillas presente en el pastizal que el de cualquier otro herbívoro (Tabla 3.12, Test de Wilcoxon, $p < 0,01$ en los tres casos, y Figura 3.15). Por otra parte, la similitud entre la oferta de semillas por el pastizal y las semillas dispersadas por cada uno de los otros tres herbívoros es tanto menor cuanto mayor es el tamaño del animal, aunque las diferencias entre ellos no son estadísticamente significativas.

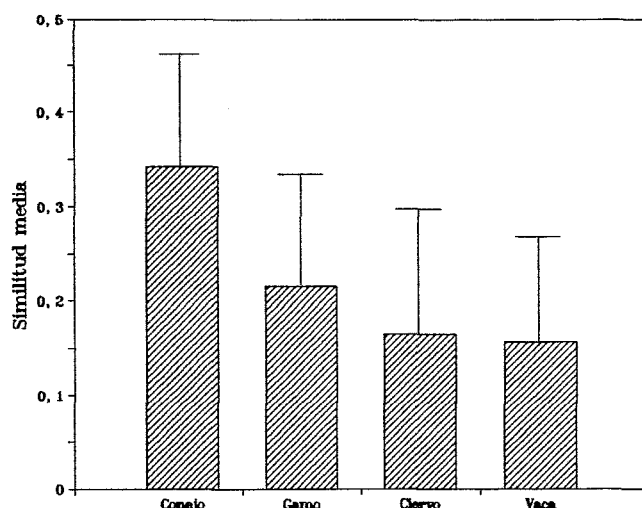


Figura 3.15. Similitud media (+ desviación típica) entre los espectros dispersivos de los herbívoros y las semillas presentes en el pastizal en el momento de cada recolección de excrementos medida a través del coeficiente de correlación de rangos de Spearman.

Tabla 3.12. Comparación de la similitud entre la producción de semillas por el pastizal y las semillas encontradas en las muestras de excrementos de los cuatro herbívoros en cada fecha de recolección medida a través del coeficiente de correlación de rangos de Spearman. Se presentan los valores de Z del test de rangos con signo de Wilcoxon, y la probabilidad en la prueba de dos colas asociada a las mismas para las comparaciones de cada par de herbívoros en cada fecha ($n=12$). Bajo el nombre de cada herbívoro se presenta la mediana de sus coeficientes de correlación con la producción de semillas.

	Conejo $r=0,307$	Gamo $r=0,259$	Ciervo $r=0,217$
Gamo $r=0,259$	-2,903 $p=0,004$		
Ciervo $r=0,217$	-2,824 $p=0,005$	-1,255 $p=0,209$	
Vaca $r=0,158$	-2,981 $p=0,003$	-0,889 $p=0,374$	-0,471 $p=0,638$

En la Figura 3.15 se puede ver también que la similitud media de las semillas dispersadas por los herbívoros con la composición del pastizal es menor que la encontrada entre las muestras de los animales (Tabla 3.11). Este hecho es el que lleva a que en la ordenación conjunta de los espectros dispersivos de los herbívoros con los muestreos de pastizal las muestras de los animales se agrupen entre sí de forma independiente respecto de las semillas del pastizal.

Tabla 3.13. Relación de familias con un número significativamente superior e inferior de especies dispersadas de lo esperado según la proporción de las 99 especies mas frecuentes del pastizal presentes en los excrementos de los cuatro herbívoros (conejo, 40; gamo, 44; ciervo, 49; vaca, 56). **, $p < 0,01$; *, $p < 0,05$ en el test exacto de Fisher. Las familias sin asteriscos presentan la tendencia señalada de forma marginalmente significativa ($p < 0,10$).

	Familias	
	Preferentemente dispersadas	Preferentemente no dispersadas
Conejo	Cariofiláceas** Crucíferas*	
Gamo	Cariofiláceas** Geraniáceas* Leguminosas* Plantagináceas*	Compuestas** Gramíneas*
Ciervo	Cariofiláceas** Crucíferas Geraniáceas	Compuestas* Gramíneas
Vaca	Cariofiláceas* Leguminosas**	Compuestas**

3.5. Selectividad de la dispersión

Los resultados muestran que existe una selectividad entre familias taxonómicas en los cuatro herbívoros (Tabla 3.13). Aunque el método de estudio no permite afinar mucho por su carácter cualitativo, se observa que en los excrementos de los cuatro animales hay familias con un número mayor y menor de representantes de los esperados.

Destaca el hecho de que las cariofiláceas sean una familia preferentemente dispersada por todos los animales, mientras que las compuestas es una familia con menos especies dispersadas de lo esperable en los tres herbívoros de mayor tamaño. Otras familias preferentemente dispersadas son las leguminosas en los excrementos de gamo y vaca, las crucíferas en los de conejo y las plantagináceas y geraniáceas en los de gamo. Este último muestra además una tendencia (marginalmente significativa) a no dispersar gramíneas y sí crucíferas.

El análisis específico llevado a cabo con las muestras de excremento de conejo y los muestreos del pastizal refuerza en general los resultados encontrados por familias (Tabla 3.14). De las 10 especies que se han encontrado

Tabla 3.14. Especies cuyos cocientes entre el número de semillas presentes en los excrementos y la producción estimada en el pastizal difiere significativamente del citado cociente para el conjunto de las especies más frecuentes. **, $p < 0,01$; *, $p < 0,05$ en el test de la U de Mann-Whitney aplicados a los cocientes calculados para cada fecha de recolección (Datos en el Anexo III).

Especies	
Preferentemente dispersadas	Preferentemente no dispersadas
<i>Cerastium glomeratum</i> *	<i>Andryala integrifolia</i> *
<i>Crassula tillaea</i> *	<i>Asteriscus aquaticus</i> **
<i>Juncus bufonius</i> **	<i>Biserrula pelecinus</i> *
<i>Poa annua</i> **	<i>Erodium cicutarium</i> *
<i>Sagina apetala</i> **	<i>Filago pyramidata</i> *
<i>Sisymbrium runcinatum</i> **	<i>Logfia minima</i> *
<i>Spergularia purpurea</i> **	<i>Vulpia muralis</i> **
<i>Stellaria media</i> *	
<i>Trifolium suffocatum</i> *	
<i>Tuberaria guttata</i> *	

sobrerrepresentadas en los excrementos frente a los muestreos de pastizal, cuatro son cariofiláceas (*Cerastium glomeratum*, *Sagina apetala*, *Spergularia purpurea* y *Stellaria media*) y hay también una crucífera (*Sisymbrium runcinatum*) y una leguminosa (*Trifolium suffocatum*). Completan la lista tres especies de familias muy dispersadas pero con un número de especies demasiado bajo para realizar el análisis anterior (*Crassula tillaea*, crasulácea; *Juncus bufonius*, juncácea; y *Tuberaria guttata*, cistácea), y una de las pocas gramíneas muy dispersada en los excrementos de los cuatro herbívoros (*Poa annua*).

Además, cuatro de las siete especies preferentemente no dispersadas por el conejo son compuestas (*Andryala integrifolia*, *Asteriscus aquaticus*, *Filago pyramidata* y *Logfia minima*). Completan la lista una gramínea (*Vulpia muralis*), una leguminosa (*Biserrula pelecinus*) y una geraniácea (*Erodium cicutarium*).

Los resultados de la encuesta sobre el hábitat preferente de las especies dispersadas y no dispersadas en los excrementos de los herbívoros muestran que no existe tendencia a que las especies dispersadas endozoócoramente posean el carácter nitrófilo que se les podría suponer, ni la tendencia contraria (Tabla 3.15). Sólo las especies dispersadas por el conejo tienen valores de nitrofilia algo más elevados que la media, mientras que en las del resto de los herbívoros se aprecia el hecho contrario.

Tabla 3.15. Resultados del análisis del hábitat preferente de las especies dispersadas según los resultados de la encuesta. Para cada especie animal se indican el número de especies de la encuesta germinadas de las muestras de excremento, su valor medio de "nitrofilia" y de tendencia a encontrarse en cada uno de los tres tipos de pastizal considerados (A, de suelos esqueléticos; B, mesofítico; C, de zonas bajas, ricas y húmedas), y los resultados del test de la U de Mann-Whitney de la comparación de las especies dispersadas y no dispersadas. En negrita se indican las probabilidades que alcanzan el nivel de significación estadística ($p < 0,05$).

Especies	Hábitat de las especies			
	Nitrofilia	Tipo de pastizal		
		A	B	C
Dispersadas conejo n=43	-1,163 U=1.023 p=0,642	4,512 U=509 p=0,000	5,698 U=801,5 p=0,157	1,628 U=1.210 p=0,039
Dispersadas gamo n=47	-0,426 U=827 p=0,252	2,303 U=850 p=0,339	5,383 U=928 p=0,762	1,957 U=1.062,5 p=0,398
Dispersadas ciervo n=54	-0,722 U=869,5 p=0,677	3,630 U=874,5 p=0,707	5,241 U=972 p=0,636	2,000 U=1.018,5 p=0,379
Dispersadas vaca n=55	-0,564 U=826 p=0,481	3,545 U=918 p=0,927	5,364 U=891,5 p=0,888	2,236 U=835,5 p=0,527
Total n=88	-0,818	3,557	5,318	2,091

En cuanto al tipo de pastizal que ocupan, no existen diferencias significativas en la selección de especies de las diferentes áreas excepto en el caso del conejo (Tabla 3.15). Entre las especies germinadas de los excrementos de conejo se encuentran principalmente especies de pastos de tipo A (sobre suelos esqueléticos) y faltan especies de las zonas más húmedas de la finca (tipo C). Estos resultados son concordantes con los obtenidos en los análisis de ordenación, en los que las muestras de conejo se alejaban de las del resto de los herbívoros a partir de julio, cuando los excrementos de éstos contienen importantes cantidades de semillas de especies higrófitas.

Dos análisis más sobre el tipo de especies dispersadas sirven para determinar detalles importantes sobre éstas y aclaran en parte el "retraso" observado de la ordenación conjunta de los espectros dispersivos y los muestreos de producción de semillas. Por una parte, entre las especies detectadas en los muestreos de

Tabla 3.16. Fecha de inicio y duración del período de floración y fructificación de las especies encontradas durante el seguimiento de la floración y fructificación en la Majada de las Vacas en el año 1990. Para aquellas especies dispersadas en los excrementos de los cuatro herbívoros se indican ambos valores medios y los estadísticos de la comparación con las especies no dispersadas. Se indican en negrita las probabilidades que alcanzan el nivel de significación estadística ($p < 0,05$). La fecha de inicio de la floración se toma como el número del muestreo en que se detectó por primera vez la especie en floración y/o fructificación. La duración del período de fructificación se mide mediante el número de fechas de muestreo en las que se encontró la especie en floración y/o fructificación, realizadas con una periodicidad quincenal.

Especies	Período de floración-fructificación					
	Fecha de inicio			Duración		
	media	U	p	media	U	p
Dispersadas conejo (n=36)	4,194	514	0,117	5,583	289,5	0,051
Dispersadas gamo (n=37)	4,189	542	0,033	5,081	399	0,899
Dispersadas ciervo (n=36)	3,972	595	0,004	5,722	261	0,016
Dispersadas vaca (n=42)	4,429	429	0,224	5,119	347	0,866
Total (n=59)	4,610	-	-	5,085	-	-

floración-fructificación se aprecia que las especies dispersadas por los herbívoros tienen un período de floración-fructificación más prolongado que las no dispersadas, aunque sólo en el caso del ciervo esta diferencia sea significativa (test de la U de Mann-Whitney, $p < 0,05$, Tabla 3.16). Por otra parte, las especies dispersadas en los excrementos comienzan su floración antes que el resto, como lo demuestra el hecho de que la primera fecha en que se detectaron las especies en los muestreos de pastizal se encuentre adelantada en ellas (Tabla 3.16). Esta diferencia, sin embargo, no es significativa nada más que en las especies dispersadas por el gamo y el ciervo.

4. Discusión

Los resultados recién expuestos responden de una forma bastante interesante a las preguntas que planteábamos al inicio del capítulo. Por una parte, acerca de las semillas que son diseminadas a través de los excrementos de los herbívoros son destacables dos hechos: la cantidad de semillas y especies dispersadas, y la estacionalidad del proceso. Por otra parte, se han encontrado algunos patrones en las especies vegetales que son dispersadas frente a las que no lo son, lo que podríamos denominar selectividad del contenido de semillas de los excrementos. Ambos puntos juegan un importante papel en el posible efecto de las semillas dispersadas en los excrementos en el funcionamiento de la comunidad vegetal, y pasamos a analizarlos más detalladamente a continuación.

4.1. ¿Cuántas semillas dispersan los herbívoros?

La endozoocoria por los herbívoros, según indican los resultados expuestos en este capítulo, es un medio de dispersión cuya importancia cuantitativa en el área de estudio merece atención tanto por el número de semillas movilizadas como por la cantidad de especies involucradas.

La densidad de semillas en los excrementos de los herbívoros de Viñuelas es especialmente alta y sólo otros datos procedentes de la región mediterránea y de áreas secas de Australia presentan valores comparables. Así, tanto la germinación de casi 8 semillas por gramo de excremento a lo largo de estas experiencias, como el que los excrementos de los cuatro herbívoros lleguen a contener una media de 15 a 30 semillas viables por gramo, y en algunas ocasiones hasta diez veces esta cantidad, apenas tiene comparación en la bibliografía. Russi *et al.* (1992a) encontraron en los excrementos de oveja de la Estación Experimental de Tel Hadya en Aleppo (Siria) cerca de 30 semillas de leguminosas por gramo (no indican la presencia de otras especies), y Malo (1994) 6 y 14 semillas por gramo de excremento de ovejas alimentadas en los pastizales oligotróficos de La Serena (Badajoz) y Alcobendas (Madrid) respectivamente. Gardener (1993) no

presenta sus resultados en semillas por gramo de excremento, pero teniendo en consideración el peso de las semillas de *Stylosanthes* que utiliza (Gardener *et al.* 1993a), los valores máximos estacionales que encuentra en los excrementos de vaca de Queensland (Australia) se aproximan a las 5 semillas por gramo de excremento seco. Jones *et al.* (1991), también en Queensland, encontraron hasta 20 semillas por gramo seco de excremento de vaca.

Aparte de estos trabajos, la mayoría de los estudios presentan datos de dispersión muy inferiores a éstos, o no pasan de citar anecdóticamente la presencia de semillas de especies herbáceas en los excrementos de los mamíferos herbívoros (Ridley 1930, van der Pijl 1982, Howe y Westley 1988). Así, los excrementos de conejo, liebre, oveja, ciervo y vaca de los Highlands escoceses (Welch 1985) apenas contienen entre 0,01 y 1,3 semillas por gramo, los de vaca en los esteros holandeses en primavera unas 2,2 (Baker 1989), los de conejos (*Sylvilagus bachmani* y *S. auduboni*) de California alrededor de 0,9 (Zedler y Black 1992), y los de rinoceronte (*Rhinoceros unicornis*) en el Nepal sólo 0,13 (Dinerstein 1989).

Aunque la presencia de una gran cantidad de semillas viables en los excrementos no sea la condición única para que el proceso tenga relevancia en el funcionamiento de la comunidad, es una de las condiciones que pueden considerarse más importantes. Es más, las densidades de semillas encontradas prácticamente fuerzan a que la endozoocoria por herbívoros tenga en el caso estudiado un papel relevante en la comunidad vegetal (D. Janzen, *comunicación personal*). La dispersión de semillas sólo de forma esporádica menguaría su interés en el funcionamiento habitual de la comunidad, y la relevancia del proceso quedaría relegada al papel que pudiese jugar en la dispersión de las especies a larga distancia.

La importancia de los procesos de probabilidad de ocurrencia extremadamente baja ha sido puesta en evidencia repetidas veces (Burrows 1990, Cockburn 1991). En este sentido, la dispersión accidental de semillas a distancias muy grandes por procesos en cierta forma únicos es un caso ampliamente constatado y que ha recibido cierta atención desde el punto de vista teórico (Ridley 1930, Janzen 1970, Portnoy y Willson 1993). La posibilidad, por otra parte real, de que una sola semilla dispersada con los excrementos de un herbívoro lleve a la introducción de una especie en un hábitat del que estaba ausente hace que no

podamos despreciar el valor que puede tener el proceso estudiado incluso para las especies de presencia accidental en los excrementos. Por ello, a lo largo de toda la discusión deberemos tener en cuenta el papel de dispersantes accidentales que pueden jugar los herbívoros tanto para las especies raras en sus excrementos como para cualquiera de ellas si el animal defeca en un lugar en el que las especies no están presentes.

Hecha esta puntualización, la dispersión en los excrementos de los herbívoros de más de un tercio de las especies de la comunidad vegetal, aunque sea en cantidades ínfimas, toma más valor. Igualmente se revaloriza el que más de dos tercios de las especies que pueden considerarse mínimamente abundantes en la finca sean dispersadas endozoócoramente. Además ha podido constatarse que apenas hay excrementos desprovistos de semillas, lo que lleva a que la defecación de un herbívoro en cualquier lugar esté acompañada de forma prácticamente segura por la siembra de cierta cantidad de semillas. Esta forma de dispersión puede encontrarse así en el origen de la llegada de semillas hasta sitios recónditos, y puede participar activamente en el transporte de semillas entre fragmentos de vegetación aislados entre sí pero visitados frecuentemente por los herbívoros como las pequeñas majadas en áreas montañosas, los claros de los bosques o los bebederos (Janzen 1984, Zedler y Black 1992).

Volviendo al valor puramente cuantitativo de la endozoocoria, los datos de densidad de semillas encontrados combinados con la densidad de los excrementos y las tasas de defecación de los herbívoros estudiados (Neff 1968, Welch 1985, Wood 1988) nos acercan a la labor dispersiva de los mismos en nuestra dehesa. Así un conejo llega a dispersar diariamente unas 500 semillas, un gamo o un ciervo de 10.000 a 20.000 y una vaca más de 300.000. Estos datos presentan una aproximación media a la dispersión en el momento de primavera-verano en que más semillas se han encontrado en los excrementos. La utilización de los datos extremos de densidad de semillas llevaría a cifras al menos un orden de magnitud superiores a éstas.

Un sencillo análisis de estos datos puede darnos las primeras claves sobre cuál puede ser el efecto potencial de las semillas dispersadas en los excrementos. Una vaca defeca aproximadamente 12 boñigas de unos 600 cm² a lo largo de un día (Welch 1985), con lo que genera otras tantas agrupaciones de semillas en el pastizal. Con estas boñigas se depositan más de 40 semillas por cm², lo que representa entre 4 y 10 veces la densidad de semillas de los pastizales estudiados

(Levassor *et al.* 1990, Ortega 1994). Un cálculo similar para los excrementos de ciervo o gamo lleva a suponer que las deyecciones de ambos cérvidos generan agrupaciones puntuales de semillas con más de 15 semillas/cm² en los sitios en que se depositan. El caso del conejo es menos llamativo por la menor densidad de semillas en sus excrementos y el menor volumen de sus defecaciones. Aún así, la densidad de semillas encontrada equivale a que cada excremento de primavera, de unos 7 mm. de diámetro, contenga de media más de una semilla. Un metro cuadrado alfombrado de estos excrementos contendría unas 40.000 semillas incluídas en "micro-macetas" individuales. Esta es una situación poco probable, pero ilustra claramente el que un excremento de conejo puede jugar el papel de una pequeña perturbación de tamaño suficiente para la instalación de un terófito.

En el próximo capítulo, dedicado al componente espacial de la endozoocoria, incidiremos nuevamente sobre este tema con datos tomados directamente en el campo. Por el momento, baste suponer que, efectivamente, los valores encontrados son suficientes para darle a la endozoocoria la categoría de vector de semillas cuantitativamente importante, que por ello puede representar un papel en el funcionamiento de la comunidad. De esta forma, la discusión posterior sobre cuánto y qué dispersan los herbívoros es interpretable en términos de los efectos que puede generar cada herbívoro en el pastizal y de las presiones selectivas ejercidas por ellos sobre las especies de la comunidad vegetal (Janzen 1984, Dinerstein 1989).

4.2. ¿Qué semillas dispersan los herbívoros?

En primer lugar, se ha comprobado que existen diferencias significativas entre herbívoros en el número de semillas y de especies que dispersan, así como en el patrón fenológico con que lo hacen. Debido a ello, el efecto que puede generar cada especie animal sería diferente aunque el resto de los condicionantes relevantes de la dispersión tales como la cantidad, tipo y disposición en el campo de los excremento fuesen similares entre todos ellos. Este tampoco es el caso, por lo que el efecto de la dispersión será variable entre animales por un variado número de factores, entre los que se encontrarán el número de semillas y especies dispersadas.

Así, se aprecia una relación entre el tamaño del animal y el número de especies dispersadas, de forma que en los excrementos de los animales de mayor tamaño se ha encontrado en los excrementos semillas de un mayor número de especies. Esta asociación con el tamaño parece reflejar la mayor capacidad de seleccionar su dieta de los herbívoros de pequeño tamaño, así como su masticación más completa del alimento ingerido (Staniforth y Cavers 1977, Janzen 1983 y 1984, Russi *et al.* 1992a). Por contra, la digestión de semillas parece ser de menor importancia, ya que se ha comprobado que es dependiente del tiempo de paso por el tracto digestivo (Janzen 1982a, 1984, Gardener *et al.* 1993a, Miller 1993), que es mayor en los herbívoros de mayor talla y en los de dieta más generalista (Montague y van Soest 1985).

El ciervo se escapa de la regla general que asocia el número de especies dispersadas al tamaño del herbívoro, siendo el animal para el que se ha encontrado el número medio de especies por muestra más bajo, y un número total de ellas comprendido entre el del conejo y el del gamo pese a ser el segundo herbívoro más grande entre los considerados. Esta anomalía debe tener un doble origen: por una parte, el ciervo es el rumiante más ramoneador y selectivo de los estudiados (Hofmann 1989, Kerridge y Bullock 1991) y el conejo puede considerarse igualmente un herbívoro generalista (Soriguer 1988, R. Soriguer *manuscrito inédito*). Además, el ciervo es el herbívoro que más uso hace de los matorrales de la finca, formación vegetal con una diversidad específica menor que los pastizales de las laderas y terrazas del área de estudio (Izco 1984, de Miguel 1988). El ciervo pasa la mayor parte del día en los jarales y las pequeñas áreas de pastizal incluidas en los mismos, y sale a otras formaciones vegetales principalmente durante la noche (Carranza *et al.* 1991, Soriguer *et al.* 1994). Así lo demuestran tanto la experiencia de la observación del animal como la presencia estival en sus excrementos de semillas de *Juncus bufonius*, *J. inflexus*, *Polypogon monspeliensis* y *Mentha pulegium*, típicos de los arroyos de la finca, y de *Triticum aestivum* y *Cucumis myriocarpus*, especies que deben ser ingeridas en los campos de cultivo.

La variabilidad entre herbívoros de la densidad de semillas presentes en los excrementos, de forma contraria al número de especies, no está directamente asociada al tamaño de los animales. En la situación que podríamos suponer más habitual (el año 1990), el gamo es el animal que dispersa más semillas por gramo de excremento, aproximadamente el doble que el conejo y un 50% más que la vaca. Los excrementos de ciervo, en este contexto, llevarían de media una cantidad

de semillas poco superior a la presente en los de conejo, aunque en verano esta cantidad pudiese ser bastante elevada por la diseminación de una gran cantidad de semillas de jara. Esta situación encajaría bastante bien con el carácter ramoneador del ciervo al que se ha hecho alusión anteriormente.

La situación encontrada en 1991 podría interpretarse como una desviación producida por la sequía primaveral que tuvo lugar este año. A consecuencia de ella, la producción de biomasa y semillas por las especies herbáceas habría sido inferior, y el ciervo habría restringido más su uso de las especies herbáceas, basando su alimentación estival en los trompos de jara (Rodríguez 1978a, Caballero 1985, Soriguer *et al.* 1994). De esta forma, el número de semillas dispersado por los herbívoros se vería bastante disminuído pero las relaciones entre los herbívoros como dispersantes se mantendrían inalteradas excepto en verano, como de hecho se observa en la Figura 3.2).

La falta de asociación del número de semillas por gramo de excremento con el gradiente tamaño-selectividad de los herbívoros puede ser debida a las diferentes características de las especies vegetales y a la selectividad de los herbívoros. En general, la densidad media de semillas encontrada está muy influenciada por los valores máximos, que con gran frecuencia se deben a la diseminación de una o pocas especies en cantidades muy grandes. Teniendo en cuenta que una especie puede producir semillas en cantidades muy elevadas, una mínima selectividad de un herbívoro a favor de esa especie puede llevarlo a dispersar un número desproporcionadamente superior de semillas. Este puede ser el caso de especies como *Stellaria media*, *Spergularia purpurea*, *Poa annua*, *Jucus inflexus* o *J. bufonius* que producen fructificaciones con un alto número de semillas de tamaño mínimo (0,1-0,5 mm. de diámetro).

Alternativamente, podría suponerse que los herbívoros con mayor capacidad para seleccionar el alimento ingieren selectivamente las fructificaciones con objeto de beneficiarse del valor nutritivo de las semillas (Bodmer 1990, Picard *et al.* 1991, Russi *et al.* 1992a). Aunque sólo una porción de las semillas sea digerida, el valor nutritivo de esta parte digerida puede compensar sobradamente la ingestión (y posterior dispersión) de una cantidad extra de semillas. Este es sin duda el caso del ciervo con la jara (Rodríguez 1978a, b, 1979) y del gamo con *Biserrula pelecinus*. Esta última especie es dispersada en grandes cantidades por el gamo en otoño, cuando todo el pasto está completamente seco y las legumbres se hallan

caídas sobre el suelo. En esta situación, es obvio que el gamo se alimenta selectivamente de las legumbres. Por contra, la vaca posiblemente no es capaz de tomar las legumbres del suelo, prácticamente de una en una (su tamaño aproximado es de 2x1 cm.), y tiene que alimentarse de materias con menor valor nutritivo como la paja que se les suministra o los juncos que crecen en el borde del río, como lo demuestra la presencia de sus semillas en los excrementos. En este sentido, resulta llamativo el carácter poco palatable e incluso tóxico para el ganado atribuido a estas especies (García-Rollán 1985, Barrios *et al.* 1992)

Si efectivamente los herbívoros más selectivos se alimentan preferentemente de semillas, el conejo ingerirá una mayor fracción de ellas en su dieta, pero hemos visto que en sus excrementos hay menos semillas viables que en los de los otros animales considerados. Sin embargo, en este caso puede tener importancia un proceso de resultado contrario, la masticación y digestión. Se ha comprobado que el conejo tritura al masticar un porcentaje de semillas dependiente de su diámetro, y que más del 90% de las semillas de más de 1 mm. son destruidas (Staniforth y Cavers 1977). Sin embargo, se han encontrado en los excrementos de conejo también semillas de mucho mayor tamaño como las de *Corema album* (Soriguer 1986) o *Lygos sphaerocarpa* (F. Suárez y J.E. Malo, *datos inéditos*). Por contra, los herbívoros de mayor tamaño trituran menos el alimento, destruyendo pocas semillas (Gardener 1993) y sólo una parte de las semillas no trituradas son digeridas (Gardener *et al.* 1993a, b). Es destacable en este sentido el hecho de haberse encontrado semillas viables de trigo en los excrementos de gamo y ciervo. Estas semillas son de un tamaño (aprox. 5x3 mm.) mucho mayor que las de la práctica totalidad de las especies del área de estudio, y no presentan cubiertas impermeables que las protejan de la digestión (Janzen *et al.* 1985). Aún así, la supervivencia de las semillas de trigo ingeridas por las vacas puede cifrarse entre un 9% y un 20% (Ridley 1930).

Este hecho encaja con la observación anterior de que la digestión de semillas por los herbívoros parece jugar un papel secundario en la dispersión endozoócora en el área de estudio, y lleva a pensar que un porcentaje alto de las semillas ingeridas pueden sobrevivir. Siguiendo el argumento, las semillas presentes en los excrementos deben reflejar bastante fielmente las semillas ingeridas por los herbívoros. Sin embargo, no se debe descartar que la supervivencia de las semillas al tránsito por el tracto digestivo de los animales esté inversamente relacionado con el tamaño de la semillas y la posesión de dormancias (Staniforth y Cavers 1977,

Janzen 1984, Russi *et al.* 1992a, Gardener *et al.* 1993b). Simplemente no estamos en condiciones de analizarlo, ya que para hacerlo necesitaríamos datos directos de supervivencia o, en su defecto, datos totales de producción de semillas, selectividad de la dieta y dispersión.

Hasta este punto se ha analizado la importancia dispersiva de los herbívoros en cuanto al número de semillas y especies que se encuentran en sus excrementos. Se ha visto también que una importante proporción de las especies del área son dispersadas en los excrementos, y que, en general, los herbívoros de mayor tamaño y dieta menos selectiva dispersan un mayor número de especies. Pero los herbívoros no se diferencian únicamente en el número de semillas y especies que dispersan, y un repaso a las especies cuyas semillas son más abundantes en los excrementos es necesario para completar esta primera imagen de la endozoocoria por herbívoros.

Llama la atención en el conejo que prácticamente todas las especies cuyas semillas son dispersadas en cantidades importantes en sus excrementos sean típicas de pastos secos, y que apenas aparezcan semillas de plantas higrófitas. Aunque este hecho podría relacionarse en los datos de 1990 con la distancia entre la Majada de las Vacas y el arroyo más próximo, durante 1990-91 las muestras se recogieron a escasa distancia de un arroyo en el que crecían abundantemente *Juncus inflexus*, *J. acutiflorus*, *Mentha suaveolens* y *Polypogon monspeliensis*. Entre las especies dispersadas en gran cantidad las hay de caracter ruderal-nitrófilo como *Sisymbrium runcinatum* y *Capsella bursa-pastoris* (Pineda *et al.* 1981, Grime *et al.* 1988, Castroviejo *et al.* 1986-93), de sitios perturbados como *Sagina apetala* (ésta indica algo de humedad) y *Spergularia purpurea* (Castroviejo *et al.* 1986-94, González-Bernáldez y Peco 1991), y de pastos secos oligotrofos, de los que son típicas *Herniaria hirsuta*, *Trifolium suffocatum* y *Veronica arvensis* (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963, Ruiz *et al.* 1981, de Miguel 1988).

Los excrementos de gamo, por contra, reflejan muy claramente los cambios de área de alimentación del animal a lo largo del año. Durante el invierno y al principio de la primavera se encuentran en ellos grandes cantidad de semillas de dos especies vernaes de caracter ruderal-nitrófilo que crecen en sitios húmedos de la finca, principalmente las fresnedas: *Stellaria media* y *Poa annua* (González-Bernáldez 1986, Grime *et al.* 1988, Petersen 1988). En primavera, se dispersan en los excrementos especies de los pastizales de las dehesas como *Cerastium*

glomeratum, *Sagina apetala*, *Spergularia purpurea* y *Veronica arvensis*; y en verano aparecen tanto la jara (*Cistus ladanifer*), dominante en los matorrales, como varias especies riparias, principalmente *Juncus bufonius* y *J. inflexus*. La última especie destacable, *Biserrula pelecinus*, es típica de los pastizales secos (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963, Montoya *et al.* 1988) y es diseminada sobre todo en otoño como ya se comentó anteriormente.

Al ciervo le ocurre algo similar a lo expuesto para el gamo. La mayor querencia del ciervo por los matorrales se refleja en la dispersión de gran cantidad de semillas de jara (*Cistus ladanifer*), especie a la que acompañan entre las más dispersadas otras de pastos secos como *Spergularia purpurea*, *Veronica arvensis* y *Biserrula pelecinus*. A estas especies se unen en verano otras asociadas a los arroyos entre las que destacan *Juncus bufonius*, *J. inflexus* y *Polypogon monspeliensis*.

En los excrementos de vaca se repiten de nuevo prácticamente las mismas especies, aunque no aparecen las semillas de jara. Otra vez están *Stellaria media* y *Poa annua* como representantes de los pastos húmedos y nitrófilos; *Cerastium glomeratum*, *Veronica arvensis*, *Sagina apetala* y *Biserrula pelecinus* de los pastos de las dehesas; y *Juncus bufonius*, *J. inflexus*, y *Lolium rigidum* de las áreas de la finca que mantienen la humedad durante el verano.

Un hecho destacable en este punto es la cantidad de especies encontradas en los excrementos recolectados en el Castillo de Viñuelas que forman parte de las listas de especies proporcionadas por otros investigadores. Con gran frecuencia aparecen también especies congéneres de las descubiertas por nosotros, hecho que amplía la generalidad de nuestros resultados y que es lógico si tenemos en cuenta la lejanía de las áreas de procedencia de los datos.

La obra de Ridley (1930) recopila la presencia de semillas de varios cientos de especies en los excrementos de todo tipo de herbívoros. Entre estas especies se encuentran un importante número de especies herbáceas sin adaptaciones aparentes para este tipo de dispersión junto con otras leñosas, sobre todo leguminosas, productoras de frutos carnosos tales como *Acacia* spp., *Prosopis* spp., *Ceratonia siliqua* o *Inga saman*, tradicionalmente asociados a la dispersión por mamíferos herbívoros (van der Pijl 1982, Janzen 1983). La mayor lista de especies herbáceas recopilada en esta obra procede de las observaciones de Heinitz (1915) en Suecia, que incluye 83 especies en los excrementos de vaca y números menores en los de caballo, ciervo, gamo, corzo, cabra, oveja y liebre. En estas listas se encuentra

una gran parte de las especies cuyas semillas son más abundantes en los excrementos recolectados en Viñuelas, como *Stellaria media*, *Poa annua*, *Juncus bufonius*, *Capsella bursa-pastoris* y *Veronica arvensis*. Aparecen también varias especies, no todas comunes con las encontradas por nosotros, de los géneros *Galium*, *Geranium*, *Plantago*, *Cerastium* y *Urtica*.

Welch (1985), trabajando en el noreste de Escocia, encontró semillas viables de un total de 88 especies en los excrementos de vaca, ciervo, oveja, liebre europea (*Lepus europaeus*), liebre variable (*Lepus timidus*), conejo y lagópodo escocés (*Lagopus lagopus scoticus*). Entre las especies detectadas, incluso en el lagópodo, dominan absolutamente las especies herbáceas y aparecen de nuevo todas las especies incluídas en el párrafo anterior y alguna o varias de los géneros mencionados (excepto *Urtica*).

Baker (1989) presenta datos de la dispersión de 5 especies en los excrementos de vaca en los esteros de Holanda, de las que 2 (*Poa pratensis* y *Agrostis stolonifera*) aparecieron en las muestras de Viñuelas, y otras dos pertenecen a géneros muy dispersados por los cuatro herbívoros (*Juncus* y *Spergularia*). En la misma obra (Baker 1989), se menciona la dispersión de 11 especies en los excrementos de oveja en los pastizales y brezales holandeses, de las que 2 (*Poa annua*, *P. pratensis*) han aparecido en nuestras listas y 4 son congéneres de alguna de las dispersadas en el Castillo de Viñuelas (*Cerastium*, *Sagina*, *Plantago* y *Lolium*).

En estudios realizados en áreas más distantes la similitud de las especies germinadas de los excrementos es bastante menor, pero siguen encontrándose taxones comunes. La lista de especies proporcionada por Jones *et al.* (1991) para los excrementos de vaca de Queensland (Australia) comprende tan sólo 14 especies, entre las que se encuentran un par del género *Cyperus* y otro par de *Digitaria* como elementos más próximos a las especies encontradas por nosotros. Una *Digitaria* es también el único taxon que encontró Dinerstein (1989) común con nuestra lista, si bien en las muestras de excremento de munyak (*Muntiacus muntjac*), tres ciervos (*Axis axis*, *A. porcinus* y *Cervus unicolor*), bisonte indio (*Bos gaurus*) y rinoceronte (*Rhinoceros unicornis*) que él analizó en las llanuras de inundación de Nepal apenas encontró semillas. Por contra, Middleton y Mason (1992), trabajando con nilgai (*Bos tragocamelus*), cebúes orejanos (*Bos indicus*) y jabalí (*Sus scrofa*) en un área próxima de la India, encontraron semillas de 34-38

especies en los excrementos de cada animal entre las que se hallan *Polypogon monspeliensis*, cuatro especies del género *Cyperus*, y una de los géneros *Rumex*, *Amaranthus*, *Polygonum*, *Chenopodium*, *Cucumis* y *Scirpus*. En un área de California, Zedler y Black (1992) germinaron semillas de 16 especies procedentes de excrementos de *Sylvilagus bachmani* y *S. auduboni*. Entre ellas se encuentran, una vez más, *Juncus bufonius* y *Polypogon monspeliensis* además de *Vulpia myuros*, dos especies del género *Crassula* y una de *Plantago*, *Spergularia* y *Anagallis*.

En la cuenca mediterránea, existen datos de que los excrementos del ganado contienen en verano una gran cantidad de semillas, entre las que se encuentran muchas especies comunes con las germinadas de las muestras de los herbívoros del Castillo de Viñuelas. Russi *et al.* (1992a) recuperaron de los excrementos de oveja en Siria cerca de 30 semillas de leguminosas por gramo de excremento, de las que citan únicamente *Trifolium stellatum*, *T. glomeratum* y *T. campestre*. De estas especies, las dos últimas aparecieron en repetidas ocasiones en los excrementos de los cuatro herbívoros estudiados por nosotros.

Por último, los excrementos de oveja recolectados en tres áreas ganaderas de la Península Ibérica (Malo 1994) contenían también una gran cantidad de semillas de leguminosas, y la similitud taxonómica de las especies germinadas de ellos con las de las muestras consideradas en este capítulo era la esperable teniendo en cuenta lo expuesto anteriormente y la proximidad geográfica con el área de estudio. Sólo 8 de las 35 especies germinadas de las muestras tomadas en La Serena (Badajoz) y Alcobendas (un área próxima al Castillo de Viñuelas), ambas en pastizales oligotróficos sobre suelos ácidos, no aparecieron en las muestras de los herbívoros de Viñuelas. Tanto *Trifolium campestre* como *T. glomeratum* germinaron de las muestras de ambas zonas. Los excrementos de oveja de Layna (Soria), en los páramos calizos del Sistema Ibérico, tenían semillas de especies calcícolas como *Anthyllis vulneraria* ausentes de nuestra área de estudio, pero contenían también otras comunes en las muestras del Castillo de Viñuelas como *Galium parisiense*, *Medicago minima*, *Micropyrum tenellum*, *Papaver rhoeas* o *Vulpia unilateralis*. Además, germinaron en ellas especies de los géneros *Arenaria*, *Medicago* y *Plantago*.

4.3. Relaciones de los herbívoros como dispersantes entre sí y con las comunidades vegetales

Como se deduce de lo comentado en párrafos anteriores, el patrón estacional de variación de las semillas dispersadas en los excrementos de los herbívoros se encuentra relacionado tanto con la fenología de las especies vegetales como con el desplazamiento espacial de los herbívoros por la finca en busca de alimento. Aunque la existencia de un patrón estacional muy marcado en la dispersión de semillas y su dependencia respecto de la producción de semillas y los movimientos de los herbívoros era de esperar, el interés de este resultado no debe infravalorarse. Por una parte, si (a) sólo una pequeña fracción de las especies tuviese semillas capaces de sobrevivir la ingestión y digestión por los herbívoros, (b) la supervivencia dependiese grandemente del animal que ingirió la semillas, o (c) los herbívoros evitasen la ingestión de semillas, el resultado obtenido sería bien distinto. Las implicaciones de todo tipo de cualquiera de las situaciones alternativas recién expuestas serían igualmente muy diferentes. Por otra parte, la estacionalidad de la dispersión tiene importantes implicaciones en el efecto que puede generar sobre las comunidades vegetales. En lo que resta de discusión analizaremos el primer punto, las relaciones de los herbívoros como dispersantes entre sí y con las comunidades vegetales. Las implicaciones del segundo punto irán viéndose a lo largo de los capítulos posteriores.

A lo largo de la exposición de resultados y la discusión anterior se ha puesto en evidencia repetidas veces la similitud, sobre todo desde el punto de vista cualitativo, entre los herbívoros como dispersantes. Este hecho es especialmente notable en la ordenación de los espectros dispersivos de los cuatro herbívoros en los tres años para los que se tienen datos. En esta representación se pone de manifiesto la variación coordinada del contenido de semillas de los excrementos de los cuatro herbívoros a lo largo del tiempo, de forma que tiene lugar un ciclo que se repite anualmente. Es importante señalar que este resultado tiene su origen en un análisis semicuantitativo en el que se sustituyen los números de germinaciones por rangos, de forma que se suavizan las diferencias entre herbívoros y fechas debidas a las grandes concentraciones de semillas de algunas especies comentadas anteriormente. Esta es la razón por la que se habla ahora de

similitud entre herbívoros y años pese al descubrimiento de diferencias altamente significativas en el número de semillas y especies asociadas a ambos factores.

En estos análisis semicuantitativos se pone en evidencia que el contenido de semillas de los excrementos de los cuatro herbívoros alcanza su máxima similitud en el mes de mayo, cuando la mayoría de los pastizales de la finca, los de las dehesas, se encuentran en su máximo desarrollo pero todavía no se han agostado. En este momento parece que los herbívoros se concentran en ellos para aprovechar la abundancia de recursos, hecho que encaja con las observaciones de que el mayor solapamiento espacial y alimenticio de los herbívoros tiene lugar en los momentos en que existe un máximo de disponibilidad alimenticia de carácter puntual (Gordon e Illius 1989, Coughenour 1991). En estas fechas, la similitud dispersiva entre herbívoros llega a valores especialmente altos. Fuera de este momento, parece que cada herbívoro se especializa más en la utilización de otras formaciones vegetales, dando lugar a la diferenciación observada en la Figura 3.11, que se refleja en un mayor espaciamiento de los puntos en el análisis de ordenación. Como ejemplos más claros de diferenciación alimenticia entre animales pueden citarse la utilización de los jarales por los cérvidos, sobre todo por el ciervo, y la no utilización de las comunidades riparias por el conejo de forma opuesta a lo que hacen los otros tres herbívoros.

Aunque de menor entidad que la variación estacional, existen diferencias entre los herbívoros en cada fecha. Como ya hemos visto, los dos cérvidos son los herbívoros más similares entre sí como dispersantes, y se encuentran en una situación intermedia entre la vaca y el conejo, los dos más distintos. De esta forma se refleja tanto el gradiente de tamaño del herbívoro-número de especies dispersadas como la diferente selección de hábitat y dieta. La diferente utilización de los matorrales, los pastizales de las dehesas y las comunidades riparias recién comentada pueden explicar en buena parte este resultado que representamos simplificado en la Figura 3.12.

Las diferencias estacionales en la composición de las semillas diseminadas en los excrementos, debidas a la fenología de la producción de semillas y a los desplazamientos de los herbívoros, se reflejan claramente en el análisis de ordenación. Los espectros dispersivos de primavera, cuando se dispersan principalmente especies de los pastizales, se concentran en el lado derecho de las figuras. Otro tanto ocurre con las muestras de gamo, ciervo y vaca de julio-diciembre, cuando son frecuentes las semillas de especies riparias, en el cuadrante

inferior izquierdo de las ordenaciones. Debido a ello, las muestras de conejo no se internan en este cuadrante de las figuras.

Este resultado se ve reforzado por el obtenido de la ordenación conjunta de los espectros dispersivos de 1990 junto con los muestreos de producción de semillas por el pastizal llevados a cabo en la Majada de las Vacas (Figura 3.14). En esta figura se repite prácticamente todo lo observado en la ordenación anterior y pueden apreciarse algunos hechos importantes de la relación entre las semillas presentes en los pastizales de las dehesas y las que son dispersadas por los animales.

En primer lugar, puede verse que la similitud de los herbívoros como dispersantes entre sí es superior a la de ellos con la producción de semillas por el pastizal, hecho corroborado por los valores del coeficiente de correlación de Spearman sobre los que se basa la representación espacial. Este hecho indica que existe una selectividad en lo que se dispersa pese a que los resultados discutidos hasta el momento apoyen una dispersión poco selectiva. La diferenciación entre semillas producidas y dispersadas se basa tanto en el desplazamiento espacial de los herbívoros, lo que podría indicar más una selectividad espacial que de lo dispersado o no, como en una selectividad real entre las especies. Así lo refleja la situación intermedia de las muestras de conejo en la ordenación. Los movimientos de este animal hasta las comunidades riparias son más restringidos, por lo que la similitud con las semillas producidas en la Majada de las Vacas es mayor. No obstante, se sigue apreciando un distanciamiento respecto de las muestras del pastizal que se indagará más profundamente al hablar de la selectividad específica de este herbívoro.

Otro hecho llamativo de la ordenación conjunta de las muestras de excremento y los muestreos del pastizal es el claro retraso que se observa en aquéllas respecto a estas últimas. Aunque existen dos procesos que podrían llevar a un retraso de la aparición de semillas en los excrementos de los herbívoros respecto a su control en el pastizal, ninguno de los dos parece suficiente para explicar un retraso de un mes. Por una parte, en los muestreos del pastizal se incluyeron las especies en floración y fructificación, lo que genera cierto adelanto en la aparición de las especies en las listas de producción de semillas. Sin embargo, este adelanto es bastante pequeño por la velocidad con que las especies de estos pastizales completan el ciclo floración-fructificación y no tiene lugar al

final de la fructificación, dado que se continúan muestreando las fructificaciones maduras tras el fin de la floración. Por otra parte, el paso por el tracto digestivo de los herbívoros lleva asociado un tiempo entre la ingestión de las semillas y su defecación. Sin embargo, incluso para la vaca, que tiene el tiempo de paso por el tracto digestivo más largo (Montague y van Soest 1985), este retraso no se puede cifrar en más de 4 días (Gardener *et al.* 1993a). Por todo ello, es más lógico suponer que el retraso aparente sea fruto de la dispersión selectiva de especies cuyas semillas ya se producían en fechas más tempranas. Con el avance de la estación, aumenta el número de especies no dispersadas que se encuentran en fructificación junto con aquéllas que sí son dispersadas. Por ello, la similitud de las semillas dispersadas en los excrementos en el momento de una recolección es menor respecto a los muestreos de pastizal contemporáneos a ella que respecto a aquéllos hechos anteriormente. No obstante, la combinación de aspectos espaciales y temporales de la utilización de los recursos por los herbívoros dificulta la interpretación de estos resultados.

Los análisis de la selectividad de la dispersión, pese a ser todos ellos poco detallados y por ello no definitivos de manera individual, muestran resultados concordantes y de interpretación relativamente sencilla. Por ello, y ante la falta (y complejidad de obtención) de los datos de supervivencia de las semillas de cada especie que serían necesarios para una discusión rigurosa de este punto, las tendencias mostradas pueden tomarse por buenas y demostrativas de qué está pasando en el campo.

El primer paso de este análisis, la pregunta ¿son de alguna forma selectivos los herbívoros a la hora de dispersar semillas? que podía surgir del patrón estacional de la dispersión y de la observación de que un alto porcentaje de las especies de la finca son diseminadas en los excrementos de los herbívoros, ha sido ya parcialmente contestada. Al comentar las relaciones entre la producción de semillas y la dispersión observables en el análisis de ordenación vimos que el retraso aparente de la composición de las semillas de los excrementos podría deberse a cierta selectividad a favor de especies de fructificación temprana. Los resultados obtenidos para el conejo, de capacidad de movimiento restringida, parecen apoyar también este hecho.

El paso siguiente del análisis de la selectividad de la dispersión, el referido a las familias cuyas especies tienen más y menos presencia en los excrementos de lo esperado, puede dar las pautas más importantes del porqué se dispersan o no las

especies. En primer lugar, es importante destacar la coherencia de los resultados entre herbívoros, de forma que se repiten entre animales las mismas familias como preferentemente dispersadas y no dispersadas. Este hecho refuerza el valor del análisis realizado, si bien el pequeño tamaño muestral lleva a que las tendencias observadas lleguen en pocos casos al nivel de significación estadística.

Por una parte, todos los herbívoros dispersan preferentemente cariofiláceas y en mayor o menor medida leguminosas, crucíferas, geraniáceas (excepto el conejo) y plantagináceas. De lado contrario se encuentran las compuestas, dispersadas en poco número por todos los animales (sólo en el conejo la tendencia no es significativa) y en menor medida las gramíneas. Atendiendo a las características típicas de estas familias, parece que los herbívoros dispersan en sus excrementos aquellas especies que carecen de adaptaciones aparentes para la dispersión de las semillas. Por contra, las especies de familias con estructuras especializadas para la dispersión como compuestas (vilanos) y gramíneas (aristas) serían más dispersadas por otros mecanismos, principalmente por anemocoria y exozoocoria (van der Pijl 1982). Este hecho no constituye una regla fija, por cuanto no todas las especies de cada familia tienen las adaptaciones para la dispersión consideradas típicas de la familia, y se dan todos los casos posibles de especies dispersadas y no dispersadas con y sin adaptaciones para la dispersión por otros medios. Posteriormente analizaremos algunos casos.

Fijando nuestra atención en las especies preferentemente dispersadas y no dispersadas por el conejo, parece que este fenómeno se repite de nuevo. Por una parte, todas las especies preferentemente dispersadas tienen frutos o infrutescencias secas con un número variable, pero generalmente alto, de semillas y están desprovistas de estructuras especializadas para la dispersión. Entre las especies menos dispersadas dominan las compuestas (4 de las 7 especies), y la gramínea presente (*Vulpia muralis*) tiene aristas largas y semillas grandes, en contraposición con *Poa annua*, la única gramínea preferentemente dispersada. Las otras dos especies, *Biserrula pelecinus* (leguminosa) y *Erodium cicutarium* (geraniácea) parecen contraponerse a los resultados mencionados anteriormente para el conjunto de los herbívoros. *Erodium cicutarium* posee un característico fruto en forma de pico que facilita tanto su dispersión exozoócora como su fijación al sustrato para la germinación gracias a su carácter higroscópico (Ridley 1930, Suárez *et al.* 1992). Sin embargo, esta especie es frecuentemente dispersada en los excrementos

de los otros tres herbívoros estudiados. Las semillas de *Biserrula pelecinus*, especie muy dispersada por los otros tres herbívoros y de presencia esporádica en los de conejo, son intensamente consumidas por los conejos en verano. Este hecho es puesto en evidencia por los abundantes restos de las legumbres observables en las deyecciones de este animal durante la estación seca, cuando llegan a tomar un característico color marron-rojizo por la abundancia de restos de estas legumbres. En este caso, el tamaño de la semilla (aprox. 1,3 mm.) puede ser definitivo ya que se ha comprobado que *Sylvilagus floridanus* destruye entre un 95% y un 100% de las semillas ingeridas de tamaños comprendidos entre 1 y 2,5 mm. *Erodium cicutarium*, con una semillas de unos 3 mm. podría encontrarse en la misma situación.

Una revisión de las especies dispersadas en los excrementos corrobora también el patrón general recién descrito (Anexo I). En general, la presencia de especies con estructuras especializadas para la dispersión está muy restringida tanto en número de especies como en la cantidad de semillas germinadas, y dominan las especies con frutos secos sin adaptaciones aparentes para la dispersión. Así, la mayoría de las semillas germinadas lo son de cariofiláceas (11 especies), juncáceas (3), crucíferas (7), leguminosas (16) y cistáceas (2). Las especies más abundantes (*Cistus ladanifer*, *Stellaria media*, *Juncus bufonius*, *Spergularia purpurea*, *Poa annua*, *Veronica arvensis*...) poseen semillas de pequeño tamaño incluidas en frutos o infrutescencias sin estructuras adaptadas para su dispersión.

Las pocas compuestas cuyas semillas han germinado de las muestras de excremento se han encontrado en todo los casos en pequeño número, en especial si se tiene en cuenta que forman una parte importante de los pastizales del área de estudio. *Filago pyramidata* es la compuesta más abundante en los excrementos, sobre todo en los de conejo, y pese a ello acaba de verse que es una de las especies subrepresentadas en ellos. Destaca también la ausencia casi absoluta en los excrementos de *Crepis capillaris*, *Andryala integrifolia* y *Asteriscus aquaticus* pese a su abundancia en los pastizales. Las semillas de esta última especie están prácticamente desprovistas de vilanos y quedan encerradas una vez maduras entre las brácteas del capítulo, lo que las haría candidatas a su dispersión. Los herbívoros evitan completamente esta especie, con lo que las cabezas cargadas de semillas se mantienen cerradas por las brácteas en el pastizal hasta la llegada de las lluvias (Ozenda 1991, Suárez *et al.* 1992). En este momento liberan las semillas debido a la humedad, lo que se considera adaptativo tanto para la

dispersión a reducida distancia de sus semillas (atelecoria, van der Pijl 1982) como para su germinación escalonada (Suárez *et al.* 1992). Entre las pocas especies dispersadas con semillas provistas de vilanos se encuentran también *Epilobium hirsutum* y *E. tetragonum*, ambas diseminadas en cantidades mínimas. Por tanto, no es arriesgado afirmar que las especies anemocoras se encuentran subrepresentadas en los excrementos de los herbívoros, especialmente teniendo en cuenta que es uno de los grupos más frecuentes en las comunidades vegetales de escaso porte (van der Pijl 1982, Frantzen y Bouman 1989, Willson *et al.* 1990, Guitián y Sánchez 1992).

Entre las gramíneas, destaca la abundancia en los excrementos de *Poa annua* en los excrementos, y sus pequeñas semillas desprovistas de aristas. Sin embargo, existen abundantes contraejemplos, entre los que merece la pena destacar la frecuente presencia de *Vulpia muralis* y *V. ciliata* en los excrementos de los tres herbívoros de mayor talla, y la gran densidad de semillas de *Polypogon monspeliensis* que puede encontrarse en sus excrementos en verano. Esta especie posee unas minúsculas semillas dispersadas por el viento gracias tanto a su ligereza como a la longitud de sus aristas (*observación personal*), aunque puede ser dispersada en el pelaje del ganado (Ridley 1930).

Siguiendo este análisis de las características de los semillas dispersadas, las rubiáceas son una familia ampliamente representada en los excrementos de los herbívoros (*Galium* spp., *Cruciata pedemontana* y *Sherardia arvensis*), pese a su reconocido carácter de especies adaptadas a la exozoocoria por la posesión de pelos espinosos en tallos, hojas y frutos, que las hacen adhesivas (Ridley 1930, van der Pijl 1982).

Por último, sólo dos de las especies dispersadas poseen verdaderos frutos carnosos, *Rubus* sp. (una única semilla germinada en los excrementos de ciervo) y *Cucumis myriocarpus*. Esta especie sí es relativamente común en verano en los excrementos de la vaca y el ciervo, y por las características de su fruto (verde, 2-3 cm. de diámetro, postrado...) puede considerarse una especie adaptada a la dispersión endozoócica por herbívoros (van der Pijl 1982). La escasez de especies con frutos carnosos en el área de estudio puede ser responsable de este bajo número, ya que las semillas de este tipo de especies se han encontrado repetidas veces en los excrementos de herbívoros (Ridley 1930, Bodmer 1990).

El valor adaptativo de la dispersión endozoócora de especies sin estructuras especiales para la dispersión es innegable, y reforzaría los argumentos a favor de la hipótesis de que este medio de dispersión sea el reflejo de un proceso coevolutivo bastante afinado, más allá de la simple contaminación con semillas del alimento ingerido por los animales o la incapacidad de éstos para aprovechar eficientemente el mismo. Además, este resultado podría explicar en parte la alta proporción de especies sin adaptaciones aparentes para la dispersión encontrada en las comunidades herbáceas (Willson *et al.* 1990, Guitián y Sánchez 1992) y la rapidez con que las colonizan. Por ejemplo, Burrows (1990), en una revisión de los medios de dispersión de las especies colonizadoras de campos dejados de cultivar en el Noreste de Norteamérica, clasifica como carentes de un método de dispersión especializado a 13 de las 36 especies más frecuentes en estos medios (un 36,1%). Llama la atención que entre estas 13 especies se encuentran 3 cuyas semillas germinaron en excrementos de los herbívoros de Viñuelas (*Chenopodium album*, *Digitaria sanguinalis* y *Rumex acetosella*), y es posible suponer la dispersión por herbívoros, al menos, de un *Plantago* y dos ciperáceas más de este grupo. Entre las especies de clasificación dudosa por su medio de dispersión (otras 8, un 22%), se encuentran *Setaria viridis*, *Lespedeza* spp. y *Juncus tenuis*, especies encontradas en los excrementos del ganado por otros autores (Ridley 1930, Jones *et al.* 1991).

Sin embargo, la dispersión endozoócora de especies sin otro medio de dispersión que la gravedad podría reflejar simplemente la permanencia de las semillas en la planta tras su maduración y la incapacidad de los herbívoros para digerirlas. Esta observación, además, se ve apoyada por el resultado señalado sobre la extensión del período de fructificación de las especies dispersadas por los herbívoros, más prolongado que en el resto de las especies. Por desgracia, este análisis no identifica el origen de la duración del período de floración-fructificación, que puede encontrarse tanto en una floración más escalonada como en un mayor permanencia de las semillas maduras en la planta (el hecho que nos "interesa" en este punto).

Si las semillas de las especies sin adaptaciones para la dispersión permanecen más tiempo sobre la planta debido a que no son tan fácilmente desprendibles por el viento o el roce de los animales, la probabilidad de que sean ingeridas (y dispersadas) por los herbívoros aumenta. En realidad la permanencia de las semillas en la planta es uno de los caracteres que se verían seleccionados

por la endozoocoria (Janzen 1984), por lo que éste es un argumento circular difícil de soslayar. Por otra parte, la ingestión de una gran cantidad de semillas por los herbívoros en la estación seca (Montoya 1988, Russi *et al.* 1992a) debería llevar a una rápida evolución de capacidad de las semillas de sobrevivir a la digestión, siempre que dicha capacidad no resulte muy costosa para la planta. De esta forma, las especies podrían asegurarse, no ya una forma de dispersión alternativa, sino la supervivencia de una fracción de las semillas ingeridas sacando el mejor provecho de una situación desfavorable (Cockburn 1991).

Unicamente mediante una compleja serie de experimentos en los que se controlasen la selectividad de los herbívoros, las características químicas de las plantas, las tasas de supervivencia de las semillas ingeridas y las de las semillas dispersadas por otros medios, e incluso el éxito reproductivo de las plantas procedentes de semillas dispersadas por ambos métodos se aclararía definitivamente este punto (Janzen 1984). La imposibilidad de llevar a cabo todos estos experimentos hace que tengamos que conformarnos con evidencias menos completas para discutir el valor adaptativo de la endozoocoria.

Lo que sí se ha comprobado es la amplitud del proceso desde los puntos de vista cuantitativo y cualitativo, así como la inclusión de especies de todos los hábitats de la finca estudiada. Por una parte, no se ha constatado la dispersión preferente de especies con tendencia nitrófila y sólo el conejo muestra una tendencia a no dispersar en sus excrementos especies de las áreas más húmedas de la finca y, en contrapartida, dispersa más las especies que podrían considerarse típicas de los pastos más pobres.

Ambas observaciones se ven reforzadas por los resultados de los diferentes análisis discutidos hasta el momento. Vimos que entre las especies más diseminadas en los excrementos de los cuatro herbívoros las había tanto de ambientes claramente nitrófilos (p.e. *Capsella bursa-pastoris*, *Stellaria media* y *Poa annua*) como de pastos secos oligotrofos (*Veronica arvensis*). Además, en los excrementos de los tres ungulados había importantes cantidades de semillas de *Juncus bufonius* y *J. inflexus*, mientras que en los de conejo estas especies son bastante raras y sí son abundantes otras típicas de los pastos de menor porte de la finca (p.e. *Herniaria hirsuta*).

Y posiblemente esta capacidad generalizada de las especies de estas comunidades vegetales de ser dispersadas en los excrementos de los herbívoros

tiene bastante que ver con la larga historia de explotación del área considerada, además de con las propias características de la misma. Por una parte, la larga historia de explotación ganadera de los ecosistemas como el estudiado puede haber llevado a la selección de especies con semillas capaces de sobrevivir a la ingestión y digestión por los herbívoros. La explotación ganadera, además, puede haber tenido su origen en una continuación de la situación natural, para posteriormente incrementar tanto la presión directa sobre los recursos ganaderos como la dirigida a otros recursos (leñas, monte) que indirectamente han dado más relevancia a las comunidades herbáceas. En este sentido, se ha hipotetizado la relativa naturalidad de los paisajes de dehesa como reflejo de la existencia anterior de bosques abiertos mezclados con matorrales y monte cerrado, sobre los que la presión humana habría generado principalmente la alteración de las proporciones de las diferentes comunidades seriales (Aschmann 1973, Denslow 1985, Gómez 1991).

Desde esta perspectiva, la selección a favor de especies capaces de dispersarse endozoócoramente puede haberse dado de forma natural desde tiempos remotos, y haberse incrementado quizás la intensidad de las presiones de forma progresiva con la intensificación de la actividad humana. En cualquier caso, es importante señalar que la selección de las especies puede tener origen en una presión directa sobre las especies, tanto de mutuo beneficio para animales y plantas (coevolutiva) como simplemente en forma de respuesta de las especies vegetales ante el inevitable consumo de sus semillas. Pero también podemos estar ante la respuesta indirecta a las condiciones de perturbación del ecosistema, hecho que favorecería a las especies con semillas pequeñas, fructificación explosiva y semillas duras y con letargos (Harper *et al.* 1970, Tilman 1988, Russi *et al.* 1992b). Siguiendo este esquema, todos estos caracteres favorecerían secundariamente la dispersión de las semillas por los herbívoros. Muy posiblemente, como suele ser norma en Biología, la razón debe encontrarse a mitad de camino entre las opciones propuestas (y alguna que se nos escapa).

5. Conclusiones

En primer lugar, se ha comprobado que la dispersión de semillas en los excrementos de los herbívoros es de suficiente magnitud en las comunidades

vegetales consideradas como para que merezca una atención más detallada su posible efecto en el funcionamiento de las mismas. Si esto es así, se abre además la posibilidad de que las presiones evolutivas que se asocian a este medio de dispersión tengan un efecto real en la evolución de los caracteres de las especies vegetales.

En segundo lugar, se ha comprobado que todos los herbívoros dispersan una gran cantidad de semillas y especies, y que ambas variables son, cuantitativamente, dependientes del tipo animal. En general, los herbívoros dispersan más especies cuanto mayor es su tamaño y menor la selectividad de su dieta. La densidad de semillas en los excrementos se ve muy influida por la presencia de grandes cantidades de semillas de pocas especies, lo que hace que el comportamiento de esta variable entre herbívoros sea más complejo.

Si embargo, todos los herbívoros dispersan básicamente las mismas especies en cada fecha, incluso en las mismas fechas de diferentes años. Sólo el conejo escapa de esta similitud entre herbívoros por su tendencia a no hacer uso de las comunidades vegetales más higrófilas. Además, las mismas especies germinadas en nuestros experimentos, u otras próximas, se pueden encontrar en los excrementos de un amplio grupo de herbívoros en diferentes localidades de todo el globo. Este conjunto de hechos lleva a pensar que la endozoocoria puede jugar un importante papel en la ecología de estas especies y que esta interacción tenga un origen antiguo.

Por último, parece que las semillas presentes en los excrementos reflejan claramente la producción de semillas por el ecosistema, lo que lleva al proceso a ser tremendamente estacional y variable entre años. Este hecho indicaría una gran capacidad de las especies para sobrevivir a la ingestión y digestión. Únicamente parece haber una selectividad de la dispersión a favor de especies carentes de adaptaciones para la diseminación de sus semillas y en contra de aquéllas provistas de vilanos u otras estructuras especializadas. Esta regla no es de aplicación estricta, como tampoco parece serlo la diseminación preferente de semillas de pequeño tamaño, con cubiertas duras y letargos. Sin embargo es bastante posible que todas estas presiones estén funcionando realmente.

Capítulo 4.

Los excrementos y las semillas depositadas por los herbívoros. Aspectos espaciales de la endozoocoria

1. Justificación

Una vez constatada la presencia de semillas en los excrementos de herbívoros, un paso imprescindible para conocer la importancia de la endozoocoria es cuantificar la dispersión que llevan a cabo dichos animales. Este requerimiento parte tanto de la necesidad de conocer el volumen real de semillas desplazadas como de la importancia de conocer el lugar de destino de las mismas por los efectos que se puedan derivar de esta forma de diseminación.

Por tanto, el objetivo principal de este capítulo es completar la información presentada en el anterior capítulo en respuesta a la pregunta ¿cuántas semillas dispersan los herbívoros del Castillo de Viñuelas? Esta ampliación se lleva a cabo en dos direcciones: por una parte, los datos de densidad de semillas contenidas por el excremento deben ser multiplicados por la cantidad de excremento depositado para completar la cuantificación del proceso y para llevar a cabo la comparación entre los herbívoros como dispersantes. Por otro lado, la deposición de los excrementos (y con ellos la de sus semillas) tiene un componente espacial determinante del posible efecto de la dispersión endozoócora. Este efecto será variable a diferentes escalas, desde la fisiográfica que distingue las distintas formaciones vegetales de la finca, hasta la micro-escala de la deyección como entidad discreta y diferenciable del medio en que es defecada.

2. Métodos

2.1. Patrones espaciales de la deposición de excrementos

La cuantificación de los excrementos que llegan a las cuatro formaciones vegetales más características del Castillo de Viñuelas (dehesa de encinas, fresneda, matorral mixto de bolinas, tomillos y chaparros con encinas, y jaral) se llevó a cabo en ocho parcelas dentro de cada tipo de vegetación considerado. Las parcelas, de 2x25 m., se marcaron, paralelas y a 15 metros de distancia entre sí, mediante estacas de madera. Las parcelas se establecieron a favor de la máxima pendiente del área seleccionada para que cubriesen la posible variabilidad entre zonas altas y bajas de las laderas en que se encontraban. En una esquina de cada parcela de 50 m² se marcó, con la ayuda de clavos y una cuerda de pita, una sub-parcela de 1x1 m. para el control de deposiciones de conejo. La primera parcela de 1 m² de cada serie se colocó al azar en una de las cuatro esquinas de la parcela mayor, y las siguientes alternando partes alta-baja e izquierda-derecha de las mismas.

En la dehesa, las ocho parcelas de 50 m² se colocaron en una sola serie, a lo largo de una ladera de pequeña pendiente y aproximadamente 200 metros de longitud. Las parcelas de la fresneda se dispusieron en dos series de cuatro en los extremos próximo y lejano del arroyo de una fresneda situada en una terraza de unos 70x120 m. Por último, las parcelas del jaral y el matorral mixto se situaron en dos series de cuatro en las laderas opuestas de sendos valles de pequeño tamaño ocupados por cada uno de los tipos de vegetación.

Las parcelas se limpiaron de excrementos entre el 25 y el 26 de marzo de 1991. A partir de entonces se recolectaron, coincidiendo con las fechas de toma de muestras de excremento para el análisis del contenido de semillas germinables (Tabla 4.1), todos los excrementos de gamo y ciervo caídos en ellas. El número final de recolecciones de excrementos fué de 12, en vez de las 13 que se hicieron para la cuantificación del contenido de semillas, debido a que la correspondiente a mediados de mayo de 1992 no se pudo llevar a cabo.

Como ya se comentó en el capítulo de Metodología General, la diferenciación de los excrementos de gamo y ciervo caídos en las parcelas presentó ciertas dificultades por la existencia de toda una gradación entre los de ambos

Tabla 4.1. Fechas de toma de las muestras de excremento para el análisis de su contenido de semillas germinables y de la recolección de los excrementos depositados en las parcelas marcadas en las cuatro formaciones vegetales del Castillo de Viñuelas. El 13 de mayo de 1992 únicamente se tomaron muestras para analizar su contenido de semillas viables (explicación en el texto).

Recolecciones	Fechas		
	25-IV-91	26-IX-91	7-IV-92
de 1991-92	23-V-91	24-X-91	13-V-92
	25-VI-91	4-XII-91	23-VI-92
	25-VII-91	21-I-92	
	23-VIII-91	24-II-92	

animales. Indudablemente una parte de estos excrementos fué clasificada equivocadamente, aunque debe suponerse que esta equivocación afectase a una porción pequeña de los mismos.

A la vez que se recolectaron los excrementos de ambos cérvidos se contaron el número de deposiciones en cada parcela siguiendo el criterio de Rowland *et al.* (1984) de contabilizar como grupo de excrementos aquéllos que al menos contienen cinco excrementos. Estos datos, tradicionalmente utilizados para el censo de cérvidos, se utilizan únicamente para la discusión del efecto espacial de la dispersión de semillas por estos herbívoros.

En cada visita, las boñigas de vaca se contabilizaron y se midieron su diámetro medio y su grosor con una precisión de 1 y 0,5 cm. respectivamente. Con ambos datos se calculó posteriormente el volumen de excremento depositado y la superficie de pastizal ocupada. Una vez medidos, las boñigas eran retiradas o marcadas de forma que pudiesen ser reconocidas en las visitas subsiguientes. Por último, se recogieron también los excrementos de conejo caídos en las parcelas de 1 m².

Los excrementos de conejo, gamo y ciervo recolectados de las parcelas de control fueron secados al aire de la misma forma que las muestras de excremento para el análisis del contenido de semillas. Una vez secas, se pesaron con una exactitud de 0,01 g. en una báscula de precisión 0,001 g.

2.2. Cantidad de semillas dispersadas en los excrementos

Como ya se ha indicado, en cada fecha de recolección se tomaron 8 muestras de excrementos de cada herbívoro para el control de su contenido de semillas. Estas muestras son las que se han utilizado en el capítulo anterior como datos de dispersión endozoócora de 1991-92 (Anexo I).

Aunque no fué posible recolectar los excrementos del campo a mediados de mayo de 1992, sí se tomaron muestras para el análisis del contenido de semillas. De esta forma se evitó en lo posible el sesgo que introduciría la utilización de los datos de densidad de semillas de mediados de junio a los excrementos depositados más de un mes antes. Para el cálculo de la cantidad de semillas depositadas entre abril-mayo y mayo-junio de 1992 se han utilizado los datos de densidad de semillas procedentes de la fecha correspondiente, datos que se han multiplicado por la parte proporcional ($36/77$ y $41/77$) del tiempo al que corresponde la recolección del 26 de junio de 1992 (77 días, Tabla 4.1).

Dado que los excrementos de vaca no fueron recogidos del campo, sino que se midieron las boñigas depositadas, se hizo una recolección de excremento de vaca para medir su densidad y poder calcular a partir de ella la cantidad de semillas depositadas con las boñigas de vaca. Con este objetivo se tomaron 10 muestras de 85 cm^3 de excremento fresco. Una vez secadas al aire, de igual forma que las muestras para cultivar en invernadero, se pesaron en una báscula con una precisión de 10^{-4} g. de error intrínseco y su volumen se midió por inmersión en agua en una probeta graduada. Esta medición hubo de hacerse por la contracción que sufrieron las muestras durante su desecación y para ella se aprovechó la naturaleza hidrófoba del excremento seco. Gracias a esta característica, el excremento sumergido tarda cierto tiempo en embeberse de agua, permitiendo la medición del volumen externo de la muestra. El resultado de esta medición ($0,37 \pm 0,05 \text{ g./cm}^3$, Anexo V) se ha multiplicado por el volumen de las boñigas, calculado suponiendo que fuesen perfectamente cilíndricas, para realizar todos los análisis de número de semillas depositadas por la vaca.

2.3. Análisis de datos

Una serie de aspectos del manejo y presentación de los datos de este capítulo necesitan aclaración. Se ha utilizado el peso de excremento de conejo, gamo y ciervo recolectado en cada parcela para la comparación de la deposición por cada especie animal entre formaciones vegetales y entre parcelas de una misma formación vegetal, mientras que en la misma situación se ha utilizado el volumen defecado por la vaca. Sin embargo, las comparaciones entre animales se han llevado a cabo con los datos de peso defecado transformadas en g./m² debido a la superficie sobre la que se recogieron los excrementos de conejo. Por simplicidad de interpretación, ésta ha sido también la variable utilizada para las representaciones gráficas.

En las gráficas, el peso de excremento defecado, y a partir del mismo el número de semillas depositadas, no se ha dividido por el número de días transcurridos entre recolecciones como sería más correcto debido a la duración prácticamente idéntica de todos los períodos considerados (Tabla 4.1). Este hecho fué especialmente tenido en cuenta entre marzo y octubre de 1991, el momento de máxima densidad de semillas en los excrementos. Por esta razón, se ha considerado más importante mantener los datos en su forma original, con unas unidades de interpretación directa, que reducirlos a la forma de tasa diaria de defecación, que habría generado datos de una magnitud más difícil de interpretar.

Todos los análisis estadísticos se han hecho por procedimientos no paramétricos por la falta de normalidad de las series de datos y la imposibilidad en algunos casos de soslayar el problema mediante transformaciones de los datos (p.ej. serie de valores 0 en los excrementos de vaca). Por ello, no se han analizado conjuntamente los efectos especie animal, formación vegetal y parcela de forma conjunta sino aisladamente (Seaman *et al.* 1994).

Dada la diferente superficie ocupada por las cuatro formaciones vegetales, la comparación entre herbívoros del peso de excremento defecado durante el período de estudio se ha llevado a cabo utilizando un test de muestras relacionadas (Friedman). La comparación entre formaciones vegetales se ha realizado con uno de muestras independientes (Kruskal-Wallis), y la comparación entre parcelas de cada formación vegetal mediante un test de Friedman entre la deposición en cada parcela en las doce fechas de recolección.

Para el cálculo de las semillas depositadas por los herbívoros en cada período, con la excepción ya señalada de mayo y junio de 1992, se ha multiplicado el peso de excremento defecado en cada parcela por la densidad media de semillas en el excremento en la fecha de recolección. A partir de estos datos de cada parcela se han hecho los análisis posteriores, y se han calculado medias y errores típicos. El número de semillas depositadas en cada formación vegetal a lo largo de un año se ha calculado tomando los datos correspondientes al período comprendido entre el 25 marzo de 1991 y el 7 de abril de 1992. De esta forma, se han eliminado los datos procedentes de las dos últimas fechas, las que provienen de una única recolección, y se han utilizado los datos de muy poco más de un año. Teniendo en cuenta la pequeña cantidad de semillas detectadas en las muestras de estas fechas, la desviación respecto a la utilización de justo un año es mínima (no más de 5 ó 6 semillas por metro cuadrado).

A partir del número de semillas depositadas en cada parcela se ha calculado también la densidad de semillas depositadas con las deyecciones de los tres ungulados. Para ello, en el ciervo y el gamo se ha dividido el número de semillas depositadas entre el número de deyecciones contabilizadas en la parcela. En el caso de la vaca, se ha dividido el número de semillas entre la superficie de pastizal ocupada por las boñigas, calculada a partir del diámetro medio de las boñigas medidas en el campo. De esta forma se ha obtenido una aproximación al efecto puntual que pueden generar las semillas dispersadas endozoócoramente. Con los datos medios de cada parcela se han obtenido las medias y errores típicos presentados en las gráficas.

En la interpretación de estos datos ha de tenerse en cuenta que representan una aproximación a los mismos en la que, entre otras simplificaciones, se ha supuesto que el contenido de semillas de los excrementos de cada herbívoro es independiente del medio en que se tomen los mismos. Indudablemente, esta simplificación debe introducir imprecisiones en los cálculos, si bien la realización del estudio en un área en que los cuatro medios considerados se encuentran muy próximos facilita que la premisa de similitud del contenido de semillas de los excrementos entre formaciones vegetales se cumpla de forma bastante fiel.

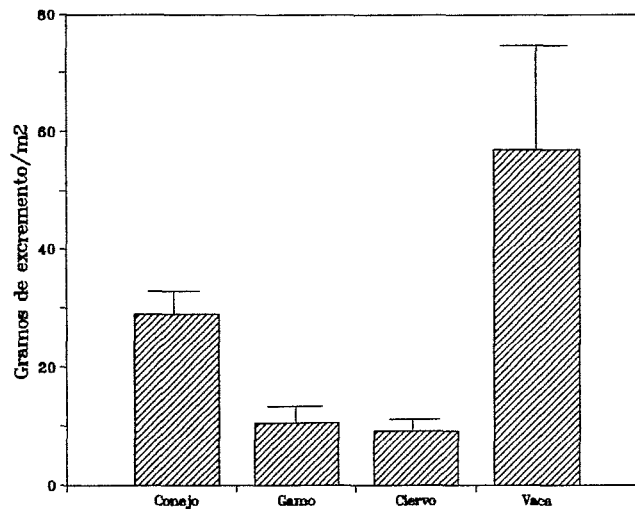


Figura 4.1. Cantidad de excremento (media del peso seco en g./m² + error típico) depositado por los cuatro herbívoros en las 32 parcelas de muestreo durante el período comprendido entre marzo de 1991 y junio de 1992

3. Resultados y discusión

3.1. Cantidad de excremento depositado por los herbívoros

Los cuatro herbívoros depositaron en las parcelas marcadas pesos de excremento significativamente distintas (test de Friedman, $F=14,55$; $p<0,01$). El peso de los excrementos del conejo y la vaca depositados en las parcelas fué muy similar entre sí (medianas de 25,1 g./m² y 25,4 g./m² repectivamente), y prácticamente cuadruplican el peso depositado por gamo y ciervo. Ambos animales también defecaron en las parcelas cantidades de excremento de la misma magnitud (5,61 g./m² y 7,31 g./m² para el gamo y ciervo respetivamente). Estos resultados muestran el papel clave que puede jugar el conejo en el ecosistema considerado pese a no ser tan llamativa su presencia y a que en el año en que se llevaron a cabo las recolecciones la neumonía vírica ya había reducido la población de conejos de la finca de una forma llamativa.

La situación del conejo y la vaca es bastante diferente si se tienen en cuenta los valores medios de deposición, mientras que la similitud entre el gamo y el ciervo se mantiene (Figura 4.1). Teniendo en cuenta los valores medios en vez de

Tabla 4.2. Mediana del peso seco del excremento (en g./m²) depositado por los cuatro herbívoros en las parcelas de los cuatro medios diferenciados en Viñuelas, y test de comparación. N=32 en todos los casos.

	Excremento depositado				Kruskal-Wallis	
	Matorral	Dehesa	Fresneda	Jaral	K	p
Conejo	30,42	22,12	40,35	8,56	11,866	0,008
Gamo	3,27	24,05	8,31	1,27	24,219	0,000
Ciervo	6,78	12,66	8,19	3,59	10,622	0,014
Vaca	11,03	41,09	72,58	0,00	19,114	0,000

las medianas, la vaca defeca el doble de excremento que el conejo. Este hecho se debe al gran volumen (y peso) de las boñigas de vaca, que lleva a que en las parcelas en que más excremento se depositó el valor alcanzado (hasta 456 g./m²) sea desproporcionadamente alto. Por contra, la naturaleza fraccionada de las deposiciones de conejo hace que el valor máximo (76,5 g./m²) sea mucho más próximo al medio, y la varianza menor.

3.2. Variabilidad espacial de la deposición de excrementos

Los herbívoros defecan en cantidades distintas de excrementos en las diferentes formaciones vegetales de la finca (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$ en el ciervo y $p < 0,01$ en las otras tres especies, Tabla 4.2 y Figura 4.2). Además, existen diferencias entre los animales en el uso, y por tanto en el volumen relativo de su defecación, entre los tipos de vegetación considerados.

El jaral es el tipo de vegetación en que se detectó una menor cantidad de excremento de los cuatro herbívoros. En las 8 parcelas de 50 m² no se midió ninguna boñiga de vaca a lo largo de los 15 meses de la experiencia, pese a que las vacas hacen uso del jaral esporádicamente, especialmente en invierno para resguardarse del frío (de Miguel 1988, *observación personal*) También los excrementos de los otros tres animales fueron recolectados en cantidades mucho menores que en el resto de las formaciones vegetales, aunque la evitación del jaral no es igual de estricta en todos los herbívoros. Así lo demuestra que las cantidades de excremento de conejo y ciervo en los jarales sean respectivamente un 34% y

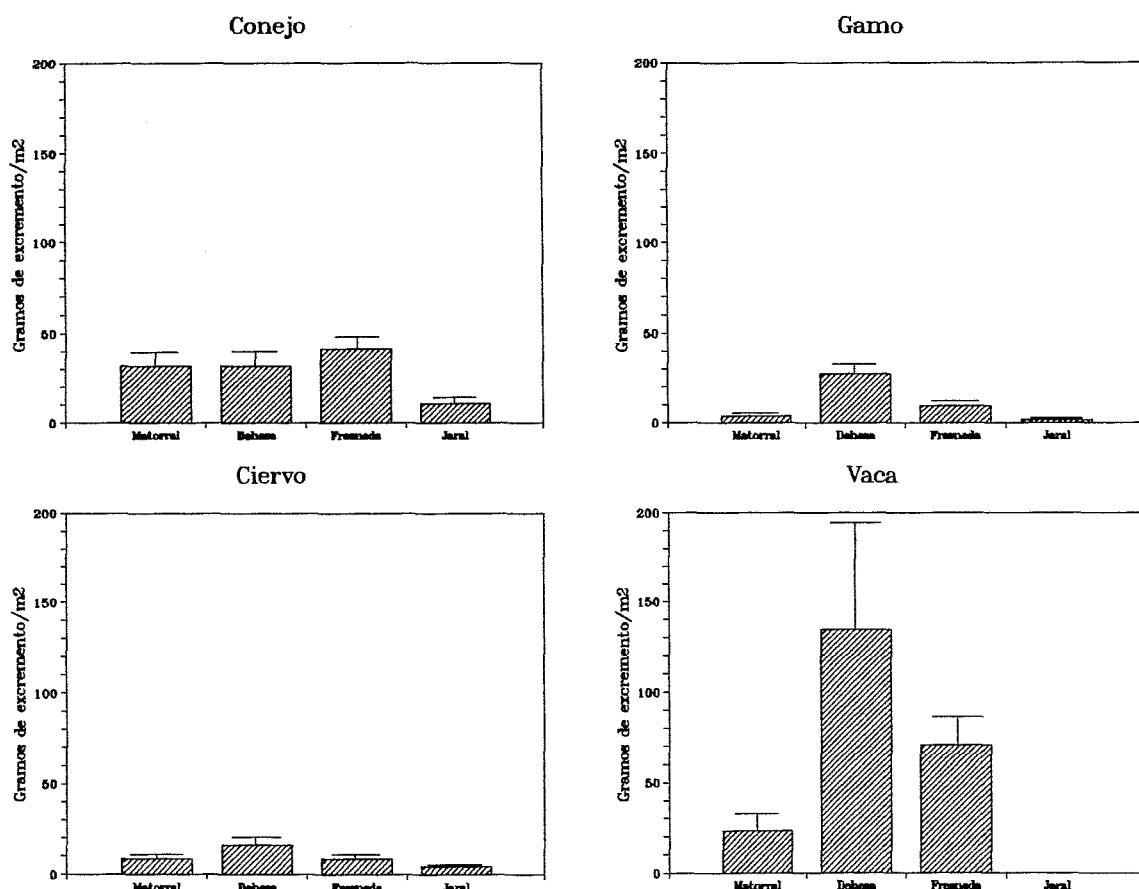


Figura 4.2. Cantidad de excremento (peso seco en g./m² + error típico) depositado por los cuatro herbívoros en las 32 parcelas de muestreo durante el período comprendido entre marzo de 1991 y junio de 1992.

un 49% que la media del conjunto de los cuatro medios, mientras que este valor se queda en el gamo en tan sólo un 23%. Esta diferente utilización del jaral es acorde con las costumbres y alimentación de estos herbívoros, en especial el ciervo, ya comentadas en capítulos precedentes (Palacios *et al.* 1980, Braza y Alvarez 1987, Kerridge y Bullock 1991, Kolb 1991, Soriguer *et al.* 1994).

Aparte de esta evitación generalizada de los jarales, en la Figura 4.2 se observa que los conejos se encuentran en una densidad similar en las otras tres formaciones vegetales. Mientras, los excrementos de los tres ungulados son más abundantes en la dehesa, son depositados en cantidades intermedias en las fresnedas, y en menor cantidad en los matorrales mixtos. De nuevo, los excrementos de ciervo son depositados en los matorrales de forma relativamente

Tabla 4.3. Resultados del test de Friedman sobre la cantidad de excremento depositado por los cuatro herbívoros en cada una de las 8 parcelas de muestreo de cada medio en las 12 recolecciones llevadas a cabo entre 1991 y 1992. Los análisis del conejo, gamo y ciervo se han realizado con los datos de peso de excremento seco recolectado, y los de vaca con los de volumen de excremento depositado. Se indican en negrita las probabilidades que alcanzan el nivel de significación estadística $p < 0,05$.

	Medios considerados			
	Matorral	Dehesa	Fresneda	Jaral
Conejo	F=43,604 p=0,000	F=39,375 p=0,000	F=29,910 p=0,000	F=43,632 p=0,000
Gamo	F=10,174 p=0,179	F=26,181 p=0,000	F=29,764 p=0,000	F=11,479 p=0,119
Ciervo	F=8,694 p=0,275	F=25,007 p=0,001	F=10,472 p=0,163	F=7,785 p=0,352
Vaca	F=1,389 p=0,986	F=7,625 p=0,367	F=3,153 p=0,871	F=0,000 p=1,000

más abundante que los de gamo y vaca. Por último, estos animales defecan la mayor parte de sus excrementos en las dehesas y fresnedas.

El comportamiento de los herbívoros hace que tampoco todas las parcelas marcadas en cada formación vegetal reciban la misma cantidad de excremento, lo que lleva a una diferenciación espacial a menor escala. El análisis de la cantidad de excremento medido en cada parcela en las doce fechas de control muestra que dentro de cada formación vegetal algunas parcelas reciben de forma constante más o menos excrementos que las otras de su vecindad (Tabla 4.3).

Es interesante la existencia de una estrecha relación entre el tamaño del herbívoro y su capacidad para defecar de forma selectiva en unas parcelas y no otras de una misma formación vegetal. Así, las diferencias de deposición de excrementos entre parcelas son significativas (test de Friedman, $p < 0,01$) en las cuatro formaciones vegetales en el caso del conejo, sólo en la dehesa y la fresneda en el gamo, únicamente en la dehesa en el ciervo, y en ninguno de los medios en la vaca. Este hecho sugiere la diferente percepción y utilización del espacio por los herbívoros en función de su tamaño (Gordon 1989, Levin 1992).

En este sentido, el conejo, pese a haberse utilizado con él una unidad de muestreo de menor tamaño (1 m^2), parece utilizar las cuatro comunidades vegetales como paisajes de grano grueso en los que es capaz de discernir claramente lugares

de utilización-defecación preferente (Ricklefs 1979). El gamo sería capaz de seleccionar zonas de los pastizales bajo encinas y fresnos a una escala decamétrica, pero no en los matorrales de ninguno de los dos tipos considerados. Los ciervos sólo distinguirían en el caso de la dehesa de encinas, y la vaca en ninguna de las formaciones vegetales. Aunque esta interpretación parece lógica, no debemos pasar por alto las evidencias de campo contrarias a ella ni el origen numérico de los resultados estadísticos obtenidos. Más adelante trataremos la selectividad espacial a escala decamétrica de la vaca, y en este punto recordaremos que la mayor varianza de los datos de defecación de los animales más grandes, debida al menor número y mayor tamaño de las deyecciones, dificulta la demostración estadística de cualquier tendencia. El que las diferencias estadísticamente significativas se encuentren restringidas a las formaciones vegetales en que se depositaron más deyecciones encontraría su razón en este hecho, aunque exista también una clara asociación entre la defecación al azar en las áreas en que los animales se encuentran de paso frente a una defecación más agrupada en torno a las áreas de descanso en las formaciones vegetales más utilizadas.

3.3. Variación temporal de la deposición de excrementos por los herbívoros.

La cantidad de semillas depositadas con los excrementos de los herbívoros es dependiente tanto del volumen defecado, como de la fecha en que es excretado debido a la gran variabilidad estacional de la densidad de semillas contenida en los excrementos. En todo caso, a lo largo de esta discusión debemos tener en cuenta también que los excrementos depositados, tengan o no semillas, servirán de abono allá donde sean depositados y podrán de esta forma ejercer un papel sobre las comunidades vegetales (Tilman 1988).

El conejo presenta dos patrones temporales de la cantidad de excremento depositado por metro cuadrado de terreno bien diferenciados (Figura 4.3). En el jaral la deposición se mantiene bastante constante a lo largo de todo el período controlado, mientras que en las otras tres formaciones vegetales se aprecia un claro ciclo anual con un mínimo otoñal-invernal. Aunque la escala logarítmica del eje de ordenadas dificulta la interpretación visual, los valores medios mensuales sufren

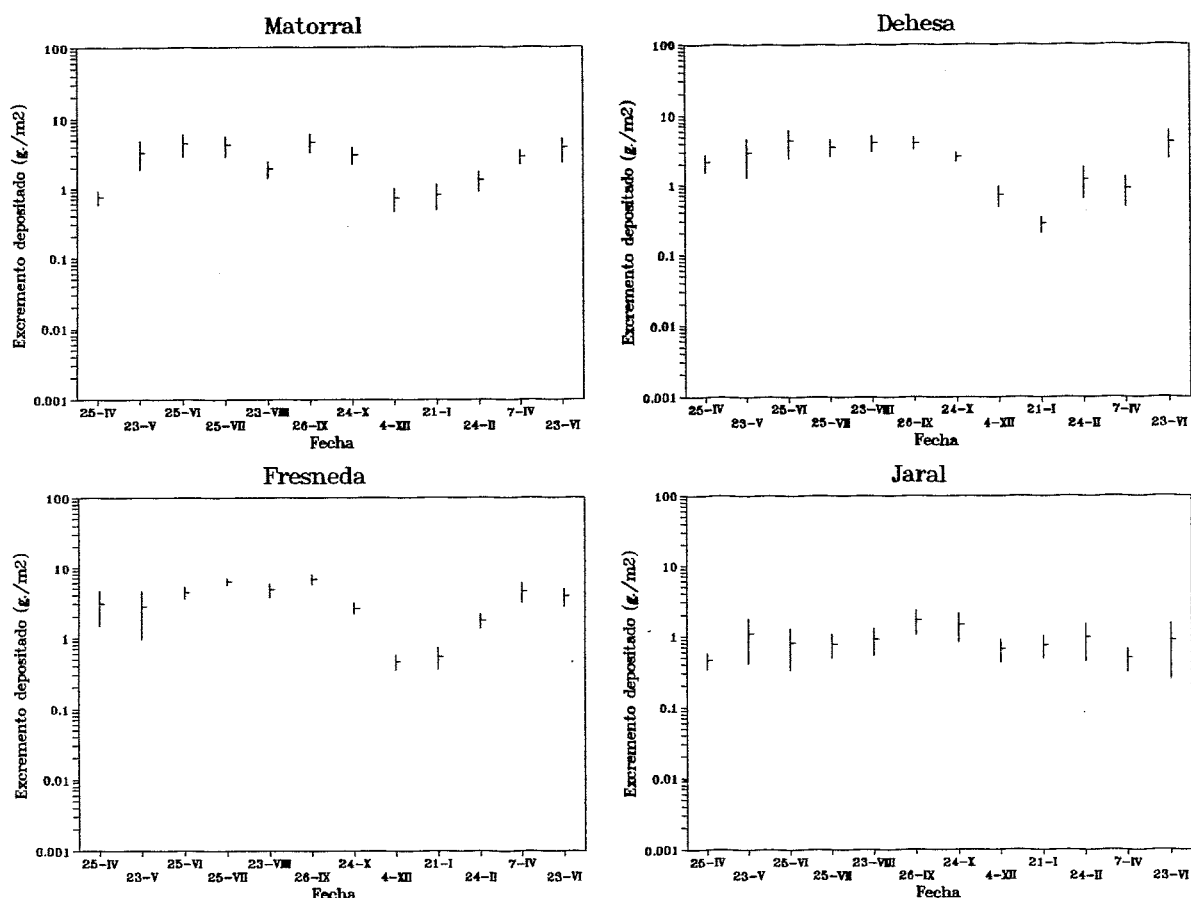


Figura 4.3. Cantidad de excremento de conejo (media del peso seco en g./m² \pm error típico) recogida de las parcelas de cada zona en las doce fechas de recolección del ciclo 1991-92. Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

una variación 2:1 (máximo:mínimo) en el jaral, 4:1 en el matorral mixto, 11:1 en la fresneda y 12:1 en la dehesa, lo que nos diferencia claramente a las formaciones abiertas de las provistas de matas. Teniendo en cuenta que los valores mínimos se obtuvieron en las recolecciones de diciembre y enero (que comprendían períodos algo superiores a un mes), esta variación es en realidad algo mayor que la presentada en la figura.

Debido a la restringida movilidad del conejo, estas variaciones temporales de la cantidad de excremento defecado deben tener su origen, básicamente, en cambios del tamaño poblacional a lo largo del año, y en menor medida en un descenso de la actividad en invierno (Wood 1988). La disminución máxima tiene lugar durante el período de caza invernal, hecho lógico dada la intensa utilización cinegética de la finca y acorde con una disminución menor de las poblaciones de conejo en los medios provistos de matas (jaras, chaparros y en menor medida otros

caméfitos) en que los animales encuentran mejor cobijo. Los trasvases de individuos entre las diferentes formaciones vegetales (recordemos que son contiguas y de superficie no muy grande) pueden jugar también un papel en el mantenimiento de estos patrones, especialmente en las fases de dispersión de individuos jóvenes (Cowan 1991). Así, estos datos sugieren la existencia de poblaciones más o menos estables en las áreas menos productivas pero sometidas a una predación (cinegética) menor, poblaciones que servirían en parte para alimentar a aquéllas asentadas sobre comunidades vegetales más productivas con tasas de predación mayores (Hanski y Gilpin 1991, Jaksic y Fuentes 1991, Taylor 1991). Resulta curioso, por otra parte, que los datos no muestran el descenso poblacional asociado al descaste de conejos que se realiza al inicio del verano.

El análisis de los patrones de defecación de los tres ungulados se ve complicado por su capacidad para desplazarse no ya entre los diferentes medios muestreados, sino entre distintas partes de la finca. Debido a que las poblaciones de las tres especies son prácticamente estables en el período de tiempo considerado, nuestros datos deberían mostrar este mantenimiento en forma de una variación espacial de la deposición pero no en un cambio en la cantidad total de excremento detectado. Sin embargo, existe una gran variación temporal en la cantidad de excremento depositado por los tres ungulados que llega a su máximo en el caso de la vaca, de la que en las recolecciones de agosto y septiembre no se encontró ni una sola boñiga mientras que en la de mayo se contabilizaron 99 (Anexo IV).

Los patrones temporales de deposición del gamo y el ciervo (Figuras 4.4 y 4.5) son poco claros y muestran algunas diferencias entre sí. Los excrementos de ambos cérvidos son defecados en el matorral mixto de una forma parecida, con un máximo estival y el mínimo en el período invernal. Sin embargo, en la dehesa los patrones son opuestos, con los valores mínimos del gamo en agosto, coincidiendo con el máximo del ciervo, y los máximos en invierno y primavera, cuando son menos abundantes los de ciervo. En las fresnedas, el patrón de defecación de los gamos es en parte inverso al encontrado en la dehesa, estando el máximo en pleno verano. Los ciervos defecan de forma bastante constante en la fresnedas a lo largo de todo el año, y en el jaral sus excrementos son más abundantes en el verano como corresponde a su alimentación de trompos de jara comentada en el capítulo anterior. Curiosamente, en nuestros datos no se refleja la agrupación otoñal de los

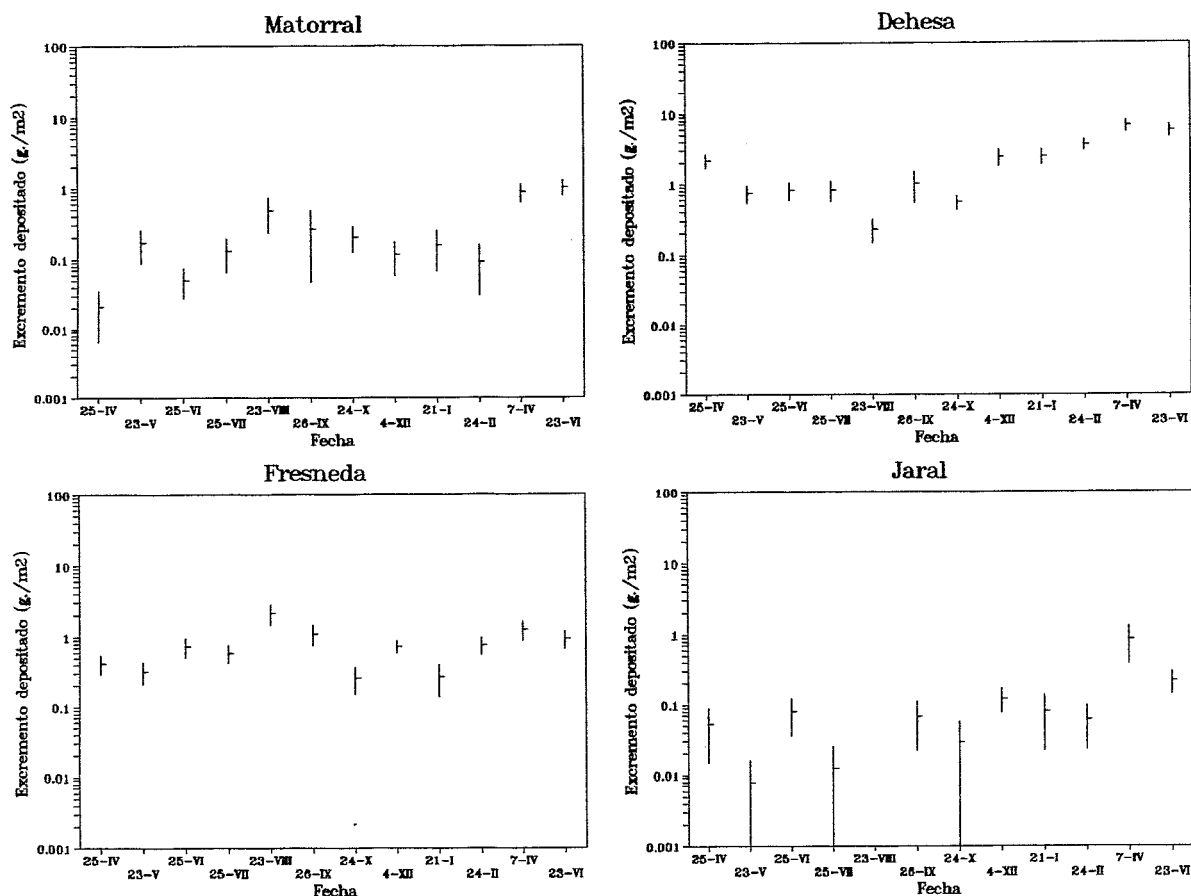


Figura 4.4. Cantidad de excremento de gamo (media del peso seco en g./m² \pm error típico) recogida de las parcelas de cada zona en las doce fechas de recolección del ciclo 1991-92. Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

cérvidos durante la berrea en las fresnedas y dehesas, lugares abiertos en que tiene lugar la defensa de territorios (Alvarez y Braza 1989, Carranza *et al.* 1990), y en los que se produce una mayor cantidad de bellotas, alimento muy apreciado por ambas especies (Palacios *et al.* 1980, Caballero 1985, Picard *et al.* 1991).

Como ya se ha comentado anteriormente, la vaca es el animal que más se desplaza entre áreas lejanas de la finca, lo que lleva a su desaparición de nuestros datos en agosto y septiembre (Figura 4.6). En este momento las vacas se congregaban en las proximidades del arroyo Viñuelas, donde se les suministraba paja y ramón verde de fresno cortado en otras fresnedas de la finca.

Los datos de que disponemos, aparte de mostrar el mínimo uso que hace la vaca de los matorrales mixtos y prácticamente nulo de los jarales, parecen mostrar su estancia más prolongada en el área de dehesa en primavera-verano y el desplazamiento a las fresnedas en invierno. La existencia de un venteadero

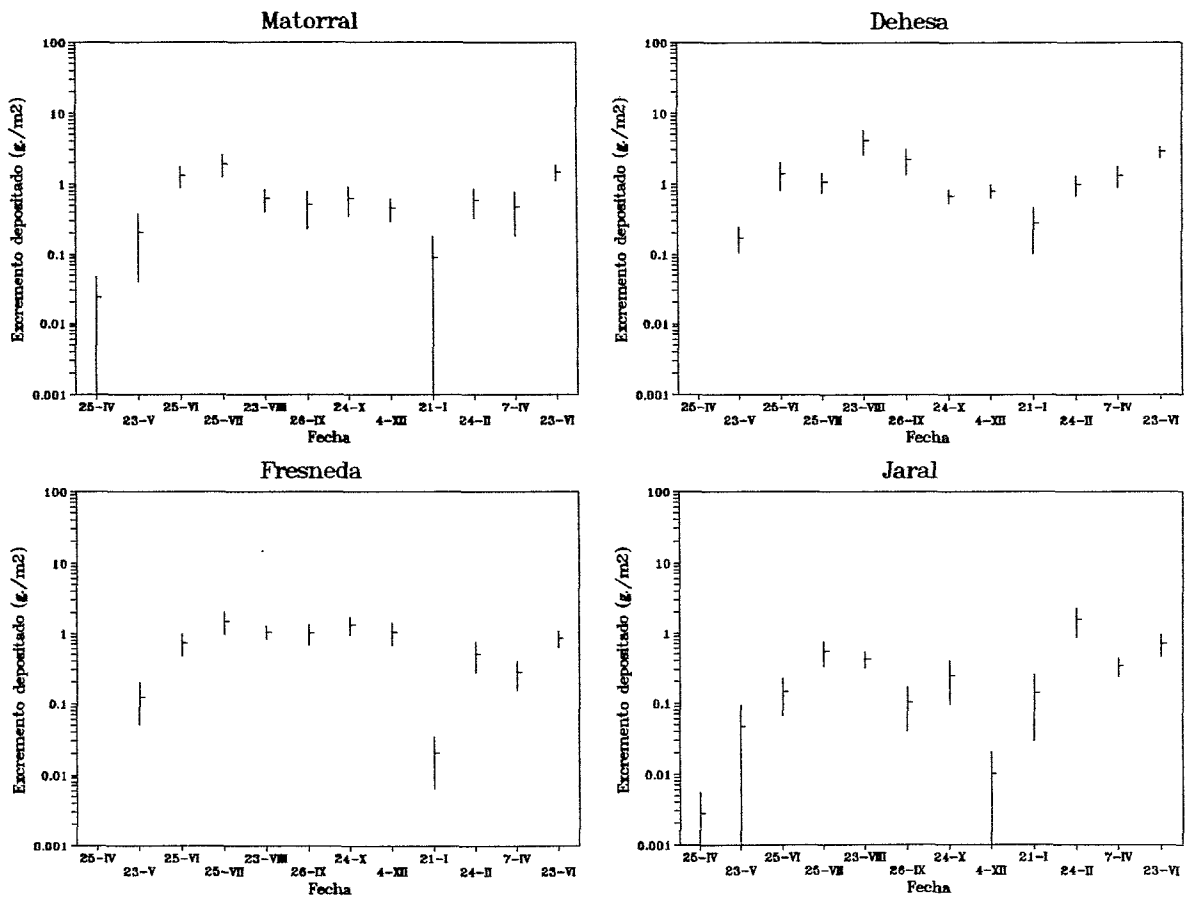


Figura 4.5. Cantidad de excremento de ciervo (media del peso seco en g./m² \pm error típico) recogida de las parcelas de cada zona en las doce fechas de recolección del ciclo 1991-92. Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

próximo al área en que se instalaron las parcelas de la dehesa lleva a que al final de la primavera la cantidad de excremento depositada en esta zona sea muy alta (cerca de 100 g./m²).

3.4. Densidad de semillas en los excrementos y patrones temporales de deposición de semillas

El patrón de deposición de semillas con los excrementos de conejo es muy similar entre las diferentes formaciones vegetales, si bien en el jaral los datos son bastante menores que en la dehesa, la fresneda o el matorral mixto (Figura 4.7). Entre mayo (abril en la fresneda) y julio se depositaron más de diez semillas al mes por

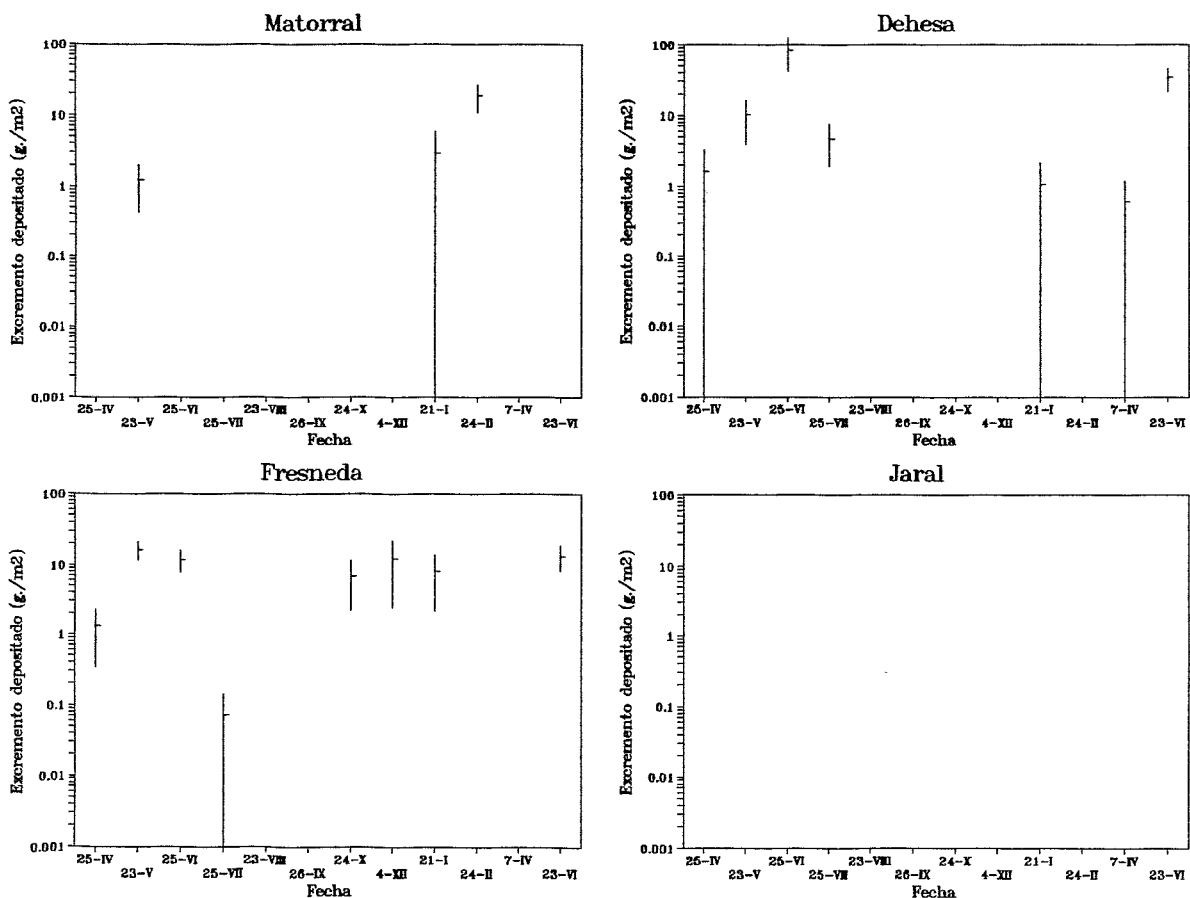


Figura 4.6. Cantidad de excremento seco de vaca (media del peso seco en g./m² \pm error típico) depositada en las parcelas de cada zona en las doce fechas de recolección del ciclo 1991-92. Los datos de peso del excremento se han obtenido a partir de los de diámetro y grosor de las boñigas depositadas, y de la densidad del excremento seco. Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

metro cuadrado de estas tres formaciones vegetales. A partir de agosto disminuye progresivamente este valor hasta menos de 0,1 semillas/m² en enero, cuando vuelve a cambiar la tendencia con el inicio de la fructificación (y dispersión) de las primeras especies vernaes. Sólomente entre octubre y febrero se deposita de media menos de 1 semilla/m² en cualquier parte del área de estudio. En años con una producción de semillas mayor, como 1990 (Figura 3.1), se pueden triplicar los valores recién comentados.

Los gamos (Figura 4.8) depositan con sus excrementos un número de semillas inferior a los conejos, y únicamente en la dehesa y la fresneda llegan a defecar de media más de 10 semillas por metro cuadrado en algún mes (abril-mayo ó agosto-septiembre). La extrapolación de los datos de densidad de semillas en el excremento del gamo de 1990 (Figura 3.1) hace pensar que se sobrepasen estas 10

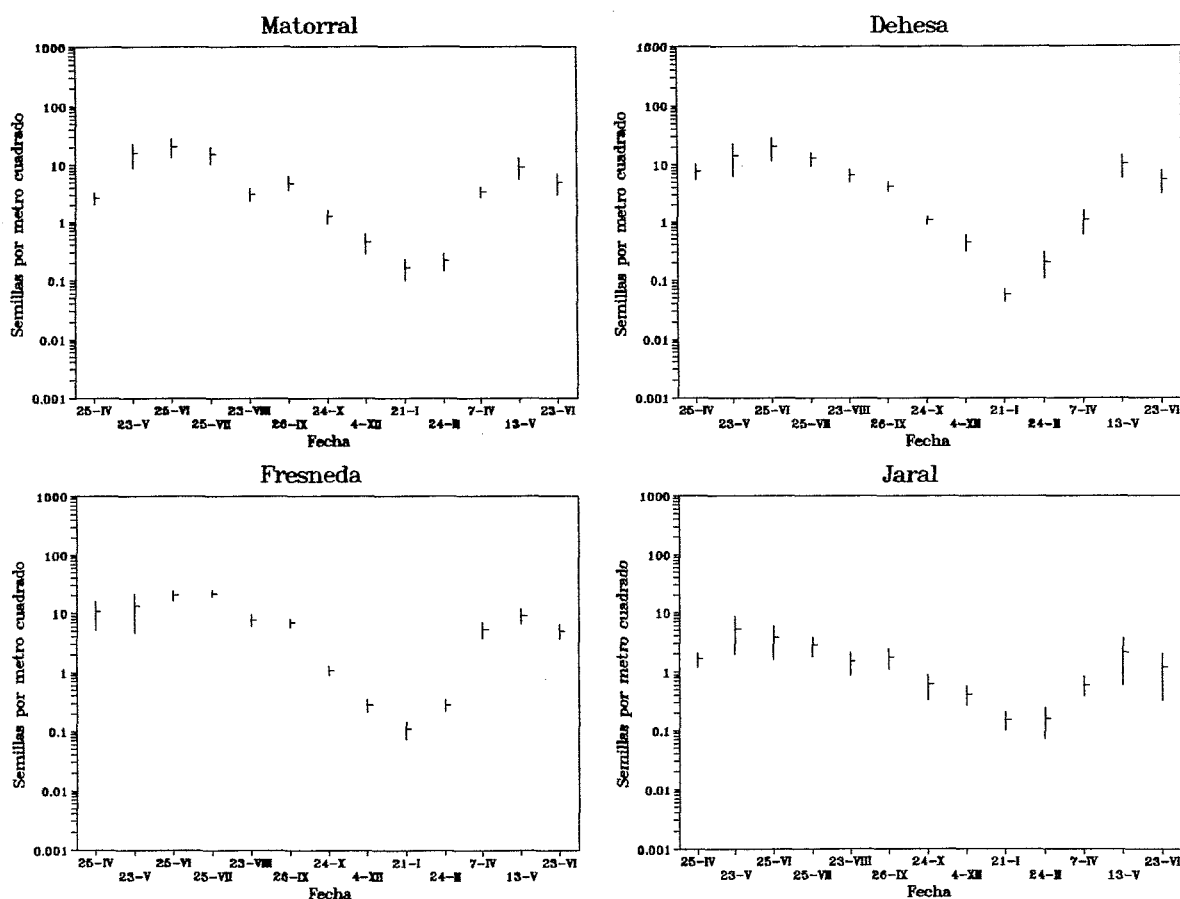


Figura 4.7. Número de semillas (media por $m^2 \pm$ error típico) depositadas en las parcelas de cada zona con los excrementos de conejo en el período entre fechas de recolección del ciclo 1991-92. Los datos provienen de la combinación del peso del excremento recolectado y la densidad media de semillas de los excrementos en cada fecha, excepto los de 13-V y 23-VI de 1992 (explicación en el texto). Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

semillas/ m^2 con mayor asiduidad en otros años, en especial con la diseminación de especies vernales y jaras en verano. La presencia más constante de semillas en los excrementos de gamo, ya comentada en el capítulo anterior, lleva a que la variabilidad intermensual de las semillas diseminadas sea menor que en el conejo, y a que durante bastante meses se deposite más de 1 semilla por metro cuadrado de las formaciones vegetales más utilizadas por este cérvido. No obstante, la dispersión por el ciervo parece tener dos máximos, uno primaveral y otro en pleno verano. Se observa también en estos datos una mayor variabilidad, representada por el error típico de las medias, que en los de conejo debida al mayor tamaño y menor número de las deyecciones de este animal.

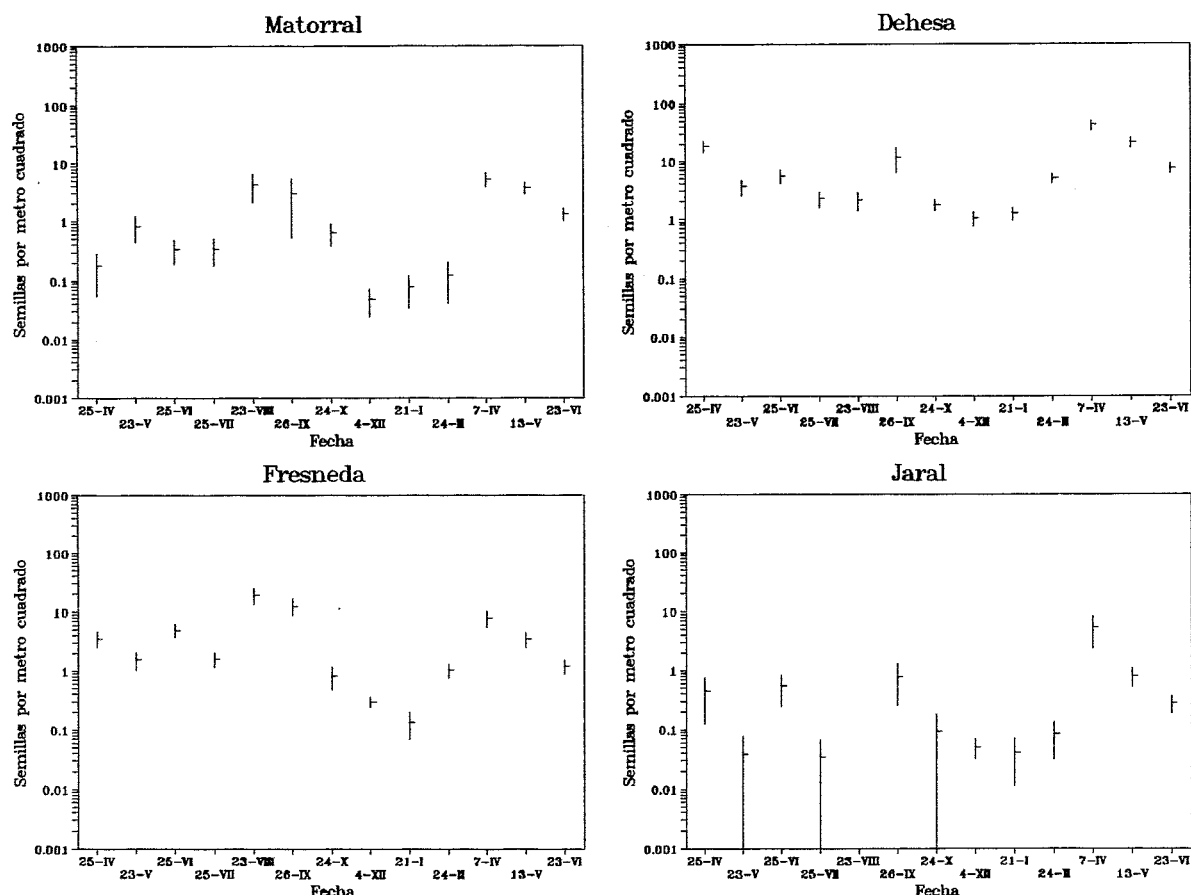


Figura 4.8. Número de semillas (media por $m^2 \pm$ error típico) depositadas en las parcelas de cada zona con los excrementos de gamo en el período entre fechas de recolección del ciclo 1991-92. Los datos provienen de la combinación del peso del excremento recolectado y la densidad media de semillas de los excrementos en cada fecha, excepto los de 13-V y 23-VI de 1992 (explicación en el texto). Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

En el ciervo (Figura 4.9) se aprecia la situación contraria al gamo, con una variación estacional de la deposición de semillas mucho más marcada. Debido a la gran densidad de semillas de jara, y en menor medida de especies riparias, incluídas en el excremento de ciervo durante los meses de julio y agosto, durante este tiempo los ciervos llegan a depositar más de 100 semillas por metro cuadrado de todas las formaciones vegetales del Castillo de Viñuelas. En fechas anteriores y posteriores se disemina una menor cantidad de semillas, si bien sólo entre octubre y febrero se deposita menos de 1 semilla por metro cuadrado y mes. Pese a que en otros años no se dispersen cantidades tan altas de semillas de jara, el efecto del ciervo como sembrador de esta especie por toda la finca queda en evidencia con estos datos.

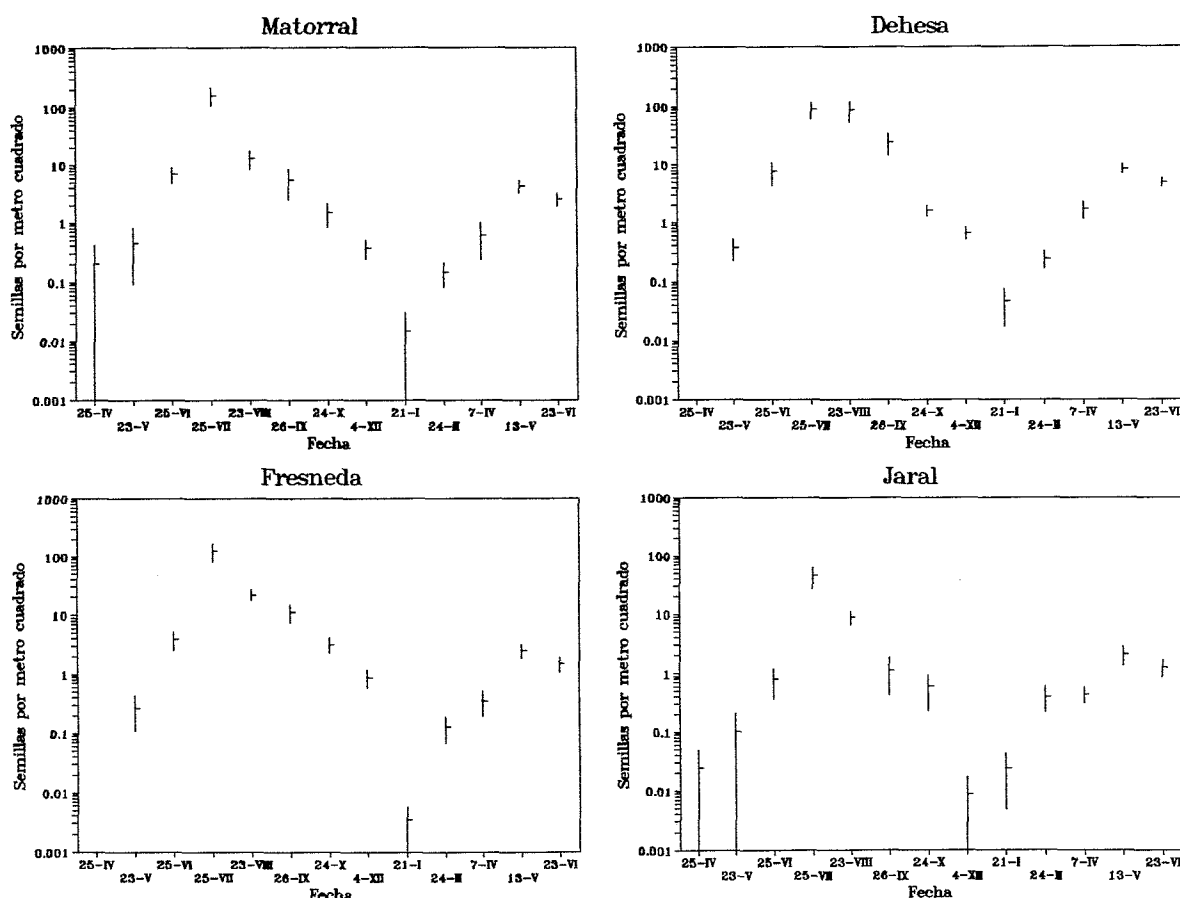


Figura 4.9. Número de semillas (media por $\text{m}^2 \pm$ error típico) depositadas en las parcelas de cada zona con los excrementos de ciervo en el período entre fechas de recolección del ciclo 1991-92. Los datos provienen de la combinación del peso del excremento recolectado y la densidad media de semillas de los excrementos en cada fecha, excepto los de 13-V y 23-VI de 1992 (explicación en el texto). Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

Los desplazamientos de las vacas a otras partes de la finca llevan a que no tengamos una visión completa de la labor dispersiva que llevan a cabo, si bien los datos de que disponemos (Figura 4.10) nos muestran que las vacas depositan en los pastizales de las dehesas y fresnedas una media de más de 100 semillas por metro cuadrado en los meses de mayo y junio, y por encima de 10 semillas m^{-2} mes^{-1} durante abril, julio (en la dehesa) y octubre (en la fresneda). La figura muestra también la gran variabilidad de la dispersión, lógica teniendo en cuenta el tamaño de las deposiciones vacunas, y los valores relativamente altos de deposición de semillas que pueden generar incluso en fechas en que la densidad de semillas por gramo de excremento es baja.

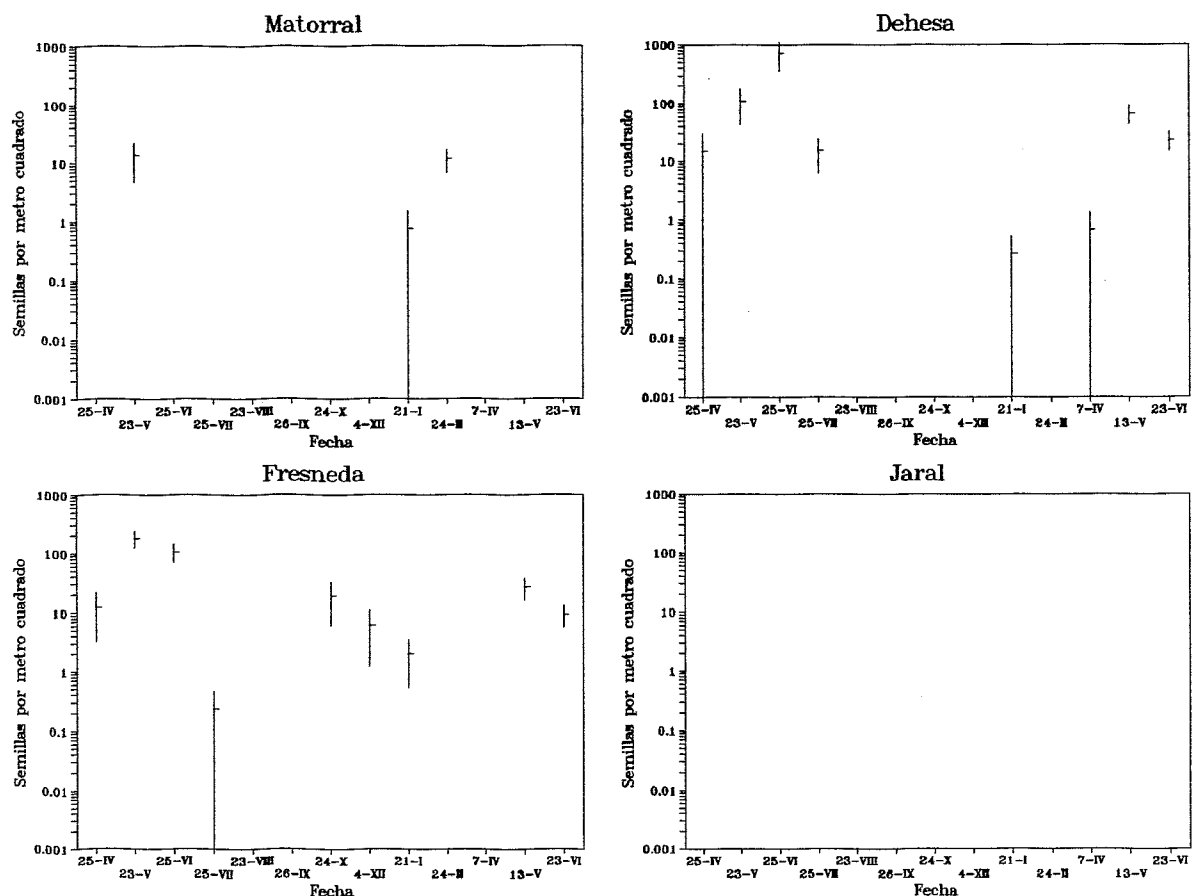


Figura 4.10. Número de semillas (media por $m^2 \pm$ error típico) depositadas en las parcelas de cada zona con los excrementos de vaca en el período entre fechas de recolección del ciclo 1991-92. Los datos provienen de la combinación del diámetro y grosor de las boñigas depositadas, la densidad del excremento seco y la densidad media de semillas de los excrementos en cada fecha, excepto los de 13-V y 23-VI de 1992 (explicación en el texto). Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

3.5. Aspectos espaciales de la deposición de semillas con los excrementos

El número de semillas depositado por cada especie animal en cada parcela y momento del año es muy dependiente de la cantidad de excremento defecado en ella, por lo que los resultados de los análisis estadísticos presentados anteriormente para la cantidad de excremento depositado son en buena parte extensibles al número de semillas diseminadas con ellos. Así, el análisis presentado sobre las diferencias entre herbívoros en la cantidad de excremento depositado por cada uno,

Tabla 4.4. Número de semillas depositadas por metro cuadrado con los excrementos de cada especie animal durante el período comprendido entre el 26 de marzo de 1991 y el 7 de abril de 1992. Se presentan los datos de deposición en las diferentes formaciones vegetales del Castillo de Viñuelas y la media ponderada para toda la finca calculada tomando en consideración el porcentaje de la superficie ocupada por cada una de ellas en la finca (entre paréntesis).

	Formaciones vegetales				Conjunto de la finca
	Matorral (22,1%)	Dehesa (26,4%)	Fresneda (15,7%)	Jaral (35,8%)	
Conejo	68,0	69,5	88,4	18,6	54,0
Gamo	15,1	94,8	53,6	7,4	39,5
Ciervo	187,0	213,7	166,4	57,0	144,3
Vaca	44,9	1.510,0	561,3	0,0	497,1
Total	314,9	1.888,0	869,7	83,1	734,9

y en especial el de cada uno de ellos entre las cuatro formaciones vegetales y dentro de ellas, darían similares resultados. En los dos últimos casos los resultados serían idénticos, ya que los tests realizados (basados en rangos) son insensibles a la multiplicación de todos los datos de cada animal y fecha por la densidad de semillas incluídas en los excrementos.

En el caso de las diferencias entre animales en el número de semillas depositadas en cada parcela, la dependencia no es directa ya que los valores del peso de excremento son multiplicados por las densidades de semillas en los excrementos propias de cada especie. Ya vimos en el capítulo anterior que estos valores son diferentes entre herbívoros, lo que lleva a que las relaciones entre herbívoros observadas en la cantidad de excremento defecado (Tabla 4.1 y Figuras 4.1 y 4.2) no se correspondan con las que emergen de los valores de deposición de semillas (Tabla 4.4).

El elevado número de semillas presentes en los excrementos de los animales más grandes lleva a que la mayor deposición de semillas corra por cuenta de los grandes ungulados (Tabla 4.4). Así, la vaca es responsable del movimiento de unas 500 semillas/m² al año, más de dos tercios de las que se canalizan en Viñuelas a través de los excrementos de estos herbívoros. En este caso se juntan una alta densidad de semillas por gramo de excremento seco y una deposición de éste en cantidades bastante grandes. Por contra, con los excrementos de ciervo, pese a ser

depositados en pequeña cantidad (Figura 4.1), se desplazan casi el 20% de las semillas (unas 144 semillas/m²). Las altas densidades de semillas presentes en verano en sus excrementos llevan a que los ciervos, defecando un tercio que los conejos, diseminen casi el triple de semillas que éstos, unas 54 semillas/m² (un 7% del total). Por último, el gamo es responsable de la diseminación de unas 40 semillas/m², un 5% de las semillas depositadas en Viñuelas en el interior de los excrementos de los herbívoros. En otras fincas la situación puede ser bastante diferente, por cuanto la densidad y mezcla de ganado mayor y especies cinegéticas presente en el Castillo de Viñuelas no es frecuente, siendo más habitual la dedicación prioritaria al ganado (vacas y ovejas) o a la caza.

Incluso restringiéndonos a la situación del área de estudio, los datos presentan una visión puntual y en cierto modo incompleta de la dispersión por un doble motivo. En primer lugar, existe una restricción espacial que nos impide tener una idea completa de la dispersión de semillas por los herbívoros más grandes por su desplazamiento durante una parte del año fuera de las áreas muestreadas. Además, tampoco se puede asegurar que estos animales se comportasen de forma "media" (estadísticamente hablando) durante su presencia en las áreas en que trabajamos, pese a que las cuatro formaciones vegetales se definieron en un principio como áreas equipotenciales para la utilización ganadera (de Miguel 1988).

Ambos problemas espaciales, de origen metodológico, resultan en este punto insoslayables, pero no invalidan las conclusiones que de ellos se derivan para la zona de la finca estudiada. Tampoco es planteable que las tendencias de utilización/defecación en las diferentes formaciones vegetales mostradas por los ungulados difieran de las aquí presentadas. Por ello, podemos tomar por válidos los datos que nos indican la deposición de una cantidad de semillas mucho más alta en las formaciones herbáceas arboladas (dehesas y fresnedas) que en las dominadas por las matas (jarales y otros matorrales, Tabla 4.4). Así, con los excrementos de los herbívoros llegan al suelo del jaral menos de un veinteavo y un décimo de las semillas que son defecadas en los pastizales de las dehesas y fresnedas respectivamente. En los matorrales mixtos, por otra parte, los excrementos depositan el cuádruple de semillas que en los jarales.

La relación entre intensidad de uso y cantidad de semillas desplazadas a través de los excrementos de los herbívoros queda de esta forma constatada en el gradiente de utilización de las formaciones vegetales del Castillo de Viñuelas. Este

gradiente entre comunidades podría ser en realidad mayor, dado que se ha comprobado que los excrementos de los herbívoros contienen densidades de semillas más altas en las áreas sometidas a mayor presión ganadera (Jones *et al.* 1991, Russi *et al.* 1992a). Así, si nuestra suposición de que la movilidad de los ungulados los lleva a alimentarse de forma similar en cualquier área de la finca (y por tanto a defecar las mismas semillas) no es del todo cierta, la densidad de semillas en los excrementos (y con ello la resiembra) será más intensa en las áreas más fuertemente explotadas. Este hecho debe tener lugar, cuando menos, en otras fincas en que las diferentes formaciones vegetales tengan una distribución espacial menos entremezclada. En el caso de los conejos, de los que hemos recolectado los excrementos en la zona de contacto entre diferentes formaciones vegetales, la diferente densidad de semillas en el excremento en las distintas formaciones vegetales es un hecho más que probable.

El segundo tipo de restricción, la temporal, queda en evidencia por los resultados comentados en el capítulo anterior acerca de la densidad de semillas contenidas en los excrementos de los herbívoros. La demostrada variación interanual de la citada densidad lleva a que, aún con unas poblaciones de herbívoros constantes (hecho muy posible con la excepción del conejo), el volumen de la dispersión endozoócora sufra grandes variaciones interanuales. Guiándonos por los resultados obtenidos en la primavera y el verano de 1990, en un año de mayor producción de biomasa y semillas por los pastizales el ciervo dispersaría bastantes menos semillas (quizás sólo un 15-20% los datos presentados aquí), pero las otras tres especies dispersarían aproximadamente el triple de lo señalado por los resultados de este capítulo. A consecuencia de ello la cantidad de semillas depositadas por metro cuadrado se multiplicaría casi por 2,5 y la importancia relativa del ciervo como dispersante descendería de forma muy notable. Dado que este aumento de la deposición de semillas se encontraría correlacionado con el aumento de su producción por el pastizal, el efecto de estas semillas no tendría por qué ser mayor debido al aumento paralelo del banco de semillas del suelo en que se habrían depositado (Naveh 1982, Russi *et al.* 1992b).

En cualquier caso, y a la vista de los valores presentados en los párrafos precedentes ¿puede plantearse la importancia de un proceso en el que están involucradas apenas un par de millares de semillas por metro cuadrado (en el mejor de los casos) si los bancos de semillas en el ecosistema considerado tienen

en otoño entre uno y dos órdenes de magnitud ese número de semillas? Efectivamente, la dispersión endozoócora por los herbívoros, responsable de la diseminación de entre 700 y 1.800 semillas por metro cuadrado, puede asociarse con números de semillas muy llamativos (por ejemplo entre 22.000 y 53.000 millones de semillas diseminadas al año en Viñuelas), pero estos espectaculares datos no resistirían un análisis crítico. Una extensión de los datos de la densidad de semillas de los pastizales a la superficie completa de Viñuelas arrojaría cifras comprendidas entre 1,2 y 3,8 billones de semillas, e incluso teniendo en consideración el menor tamaño del banco de semillas en las formaciones leñosas (Harper 1977, Peco *et al.* 1993) este dato conservaría su condición billonaria.

¿Fué entonces una equivocación atribuirle un valor a la endozoocoria en el capítulo anterior? Dos aspectos han de ser tenidos en cuenta para la contestación de este interrogante: la escala a la que ocurre la defecación de las semillas, y la posibilidad de que la endozoocoria asegure su dispersión hasta lugares protegidos de la predación y especialmente propicios para el establecimiento de nuevas plantas (*safe sites*: Harper 1977, Howe y Smallwood 1982, Janzen 1984).

3.6. Las deyecciones de los herbívoros y el destino de las semillas dispersadas en ellos

El problema de escala que nos ocupa en este momento empieza más allá de las diferencias entre formaciones vegetales que comentábamos anteriormente. Es obvio que la crítica sobre el número de semillas depositadas por metro cuadrado "medio" de Viñuelas es extensible a todas las formaciones vegetales, incluídos los pastizales de las dehesas y fresnedas. En ellos, un par de miles de semillas depositadas con los excrementos por metro cuadrado no representan tampoco un dato cuantitativamente importante (apenas entre un 2% y un 5%). Este dato es coherente con el encontrado por Russi *et al.* (1992a) en Siria, en cuyos pastizales alrededor de un 8% (y hasta un 15% en situaciones de sobrepastoreo) de las semillas de leguminosas del banco de semillas llegan al mismo en los excrementos de oveja. Aunque estos datos puedan parecer bastante mayores, el hecho de que las semillas de leguminosas sean de las más abundantes en los excrementos (Malo 1994 y capítulo anterior), que sean ávidamente consumidas en el pastizal en verano

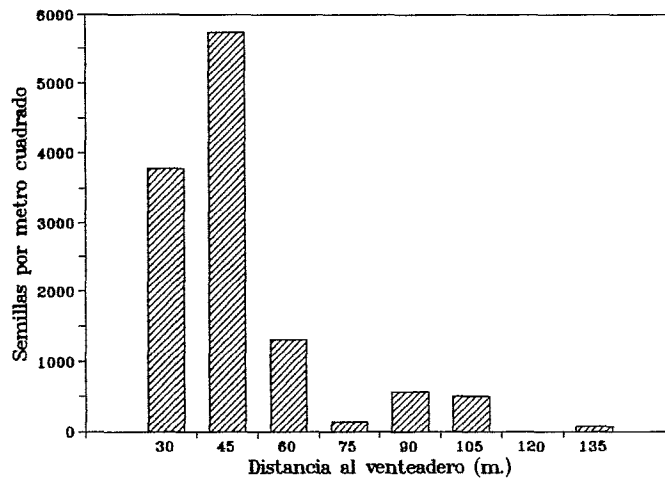


Figura 4.11. Número de semillas depositadas en cada parcela de la dehesa con los excrementos de vaca entre el 25 de marzo de 1991 y el 7 de abril de 1992. Nótese el gradiente de la deposición de semillas en función de la distancia a la querencia de las vacas.

(Montoya 1983, Russi *et al.* 1992a) y que sobrevivan en cantidades apreciables a la digestión (Gardener *et al.* 1993b), puede explicar la diferencia. Jones *et al.* (1991) atribuyen a la deposición con los excrementos de vaca únicamente entre el 1% y el 2% de las semillas de un pastizal de Queensland.

La inevitable limitación en la carga de herbívoros que puede soportar una comunidad vegetal sitúa el límite máximo de las semillas que pueden ser depositadas en el mismo a través de los excrementos en valores que, como acabamos de ver, resultan bastante discretos. Estos valores pueden ser muy variables dentro de cada formación vegetal, como se desprende del análisis de la cantidad de excremento depositado en las diferentes parcelas de cada una, por lo que en algunas partes la aportación de semillas con los excrementos de los herbívoros puede llegar a ser un orden de magnitud superior a lo normal.

El ejemplo más notorio de este hecho proviene de los datos de deposición de la vaca en las parcelas de la dehesa. Aunque no se encontraron diferencias significativas en la deposición de excrementos de vaca en ninguna zona, ya comentamos anteriormente que este resultado podía ser en cierta medida engañoso y que, en cualquier caso, chocaba con la observación habitual de la existencia de querencias de los animales. A escasa distancia (unos 30 metros) de la serie de parcelas en que se controló la deposición de excrementos de los herbívoros en la dehesa existe un venteadero, en el que se congregan con frecuencia las vacas

durante la primavera y el inicio del verano (de Miguel 1988, González-Bernáldez y Peco 1991, Barrios *et al.* 1992). En la Figura 4.11 se puede apreciar claramente el gradiente en la deposición de excrementos existente de forma centrífuga respecto de la querencia de las vacas, que lleva a la generación de un gradiente del mismo tipo en el número de semillas defecadas por metro cuadrado. Vemos en este ejemplo que la deposición de semillas por metro cuadrado de dehesa no es constante, y que en algunas áreas llega a valores próximos a las 6.000 semillas m^{-2} año^{-1} .

Incluso este valor máximo puede ser considerado bajo para aceptar que los herbívoros sean potentes vectores de semillas, pero nos aproxima a la idea de que las densidades de semillas depositadas con los excrementos son bajas por la pequeña superficie ocupada por ellos en la comunidad vegetal. La idea entronca con algunas afirmaciones hechas en el capítulo anterior al discutir los aspectos cuantitativos de la endozoocoria: veíamos entonces que una boñiga de vaca puede depositar una densidad de semillas sobre la superficie que cubre muy superior a la que deja bajo sí misma, lo mismo que una cagarruta de cérvido. Hasta un simple excremento de conejo con una semilla en su interior equivale a la deposición de semillas en una densidad apreciable.

Estos argumentos nos llevan a pensar que la endozoocoria es un proceso que actúa a la escala de la propia deyección individual, y que el efecto que tenga sobre la comunidad vegetal debe basarse en su influencia sobre los procesos a dicha escala. En el fondo, la discusión del número de semillas depositadas por unidad de superficie se basa en la suposición implícita (y errónea) de que los excrementos fuesen finamente desmenuzados y extendidos por toda la superficie a modo de abono. Además, la consideración de las semillas dispersadas endozoócoramente a la escala de la deyección en que son depositadas nos acerca al posible efecto de dispersión de calidad que puede tener la endozoocoria por herbívoros: el propio excremento puede ser el medio en que crezcan las plantas germinadas de las semillas dispersadas, y éste es un medio enriquecido en nutrientes y materia orgánica que puede considerarse beneficioso para el desarrollo de las plantas (Tilman 1988). Aunque posteriormente las plántulas se enraícen en el suelo, se ha comprobado que la acumulación de nutrientes en las primeras etapas del desarrollo de las plantas puede conferirles una gran ventaja competitiva en las etapas posteriores de su desarrollo (Harper 1977).

Los excrementos de conejo, de unos 7 mm. de diámetro y alrededor de 0,09 g. de peso seco, llevarán de media una semilla siempre que la densidad de éstas en el excremento seco supere las 11 semillas por gramo de excremento seco (en el mes de junio en 1991 y 1992, Figura 3.2; ó entre mayo y agosto en 1990, Figura 3.1). Por tanto, durante gran parte del año muchos excrementos estarán desprovistos de semillas, pero aquéllos que sí las contengan seguirán cumpliendo el papel de micro-macetas que sugerimos anteriormente. Aunque los excrementos queden incluídos entre las plantas, una germinación tiene en ellos tanto espacio como el que podría encontrar si hubiese germinado directamente en el suelo, por lo que puede tener ganado, al menos, acceso a un espacio libre. Si tenemos en cuenta el sincronismo otoñal de la germinación en el ecosistema considerado, las semillas dispersadas dentro de un excremento pueden, efectivamente, disponer para germinar de todo el espacio que ocupa el mismo.

La costumbre del conejo de defecar de forma prioritaria en ciertas áreas, reflejada en la creación de letrinas por ellos y en las diferencias altamente significativas entre parcelas en la cantidad de excremento recolectado (Tabla 4.3), lleva a que los excrementos de este animal puedan jugar un importante papel en algunos procesos a una escala algo mayor que la de sus excrementos individualmente. También es común que este herbívoro excave un pequeño hueco y defeque en él, con lo que proporciona un espacio libre en la vegetación a las semillas dispersadas. A la vista de estos datos, el conejo puede ejercer un doble efecto como dispersante: direccional a perturbaciones y letrinas, y difuso por el resto del territorio, ya que en las parcelas de 1 m² controladas en cada formación vegetal, ninguna de las cuales coincidía con una letrina, se recolectaron cantidades de excremento comprendidas entre 1/7 y el triple de la media respectiva.

Los excrementos de gamo y ciervo, de aproximadamente 14x8 mm. y 21x12 mm., y 0,2 g. y 0,8 g. de peso respectivamente, son depositados en su mayor parte en forma de agrupaciones correspondientes a deyecciones, en número de 11 a 15 diarias (Eberhardt y van Etten 1956, Rogers *et al.* 1958, Neff 1968). Estos excrementos pueden ser integrados en el pastizal por el crecimiento de las plantas nacidas entre ellos, y pueden dar cabida al crecimiento de las germinaciones procedentes de las semillas contenidas en ellos de igual manera que se comentó anteriormente para el caso de los excrementos de conejo. Pero el tamaño de las cagarrutas y la gran densidad de semillas incluídas en el excremento de ambos

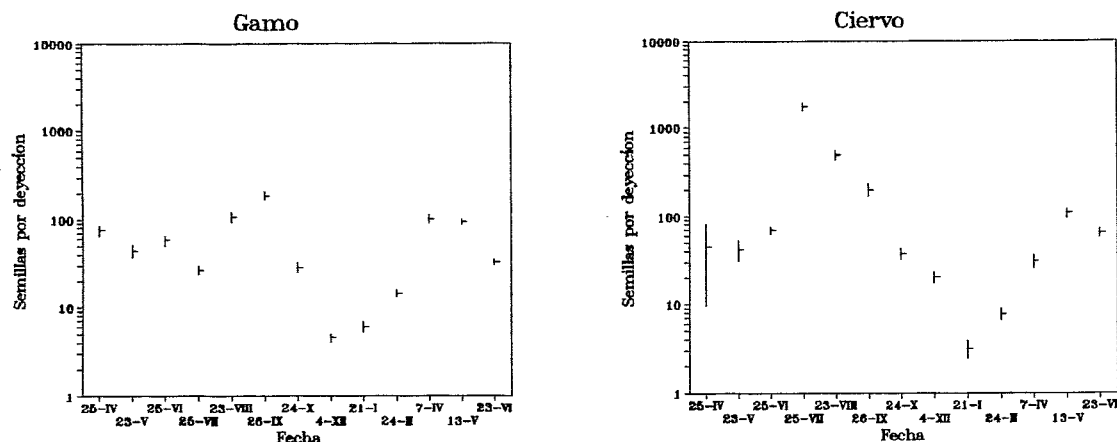


Figura 4.12. Número de semillas (\pm error típico) depositado con cada deyección de gamo y ciervo a lo largo del período de muestreo. Nótese la escala logarítmica del eje de ordenadas.

cérvidos lleva a que en los puntos en que se depositan estas deyecciones se generen agrupaciones de semillas que pueden influir decisivamente en la vegetación que crezca en esos puntos.

De esta forma las deyecciones dan lugar puntualmente a alteraciones en los bancos de semillas caracterizadas por el dominio de las especies dispersadas por los cérvidos, en ocasiones en densidades muy superiores a las normales en los bancos de semillas de estas comunidades. En la Figura 4.12 se presenta la evolución a lo largo del período de estudio del número de semillas que se depositan con cada cagarruta de gamo y ciervo, calculada a partir del peso y número de deyecciones recolectadas en cada parcela de 50 m² y de la densidad de semillas del excremento en la fecha de la recolección.

En esta figura puede verse que las deyecciones de gamo contienen de media más de una semilla en cualquier momento del año, y entre diez y cien durante la mayor parte del mismo. En los momentos de máxima densidad de semillas, esta cifra se acercó a las 200. Teniendo en cuenta la densidad de semillas encontrada en los excrementos recolectados en 1990 (Figura 3.1), esta cifra puede alcanzarse durante 5 ó 6 meses al año y el máximo superar ampliamente las 500. Suponiendo una deyección media de 6 cm. de diámetro (unos 28 cm²), las densidades de semillas depositadas superan con creces a las presentes en suelo en que se encuentran.

De igual forma que las de gamo, las deyecciones de ciervo contienen a lo largo del año más de una semilla de media en cualquier momento del año (Figura

4.12). En el momento de máxima dispersión, con cada deyección se depositan cerca de 2.000 semillas, y se superan las 100 durante los meses estivales. Teniendo en cuenta los datos de densidad de semillas en el excremento de 1990 (Figura 3.1), más moderados, esta última cifra se mantiene y el máximo en un año menos extremo será algo inferior a las 1.000.

Como muestran estos datos, las deposiciones de ambos cérvidos cargadas de semillas dan lugar en el banco de semillas del suelo a puntos enriquecidos en semillas de "especies endozoócoras", siendo una serie de especies nitrófilas como *Poa annua* y *Stellaria media* las especies más favorecidas en este sentido por el gamo y la jara (*Cistus ladanifer*) por el ciervo. Si estas semillas conducen a la ecesis de dichas especies, los excrementos pueden generar pequeñas islas de vegetación condicionadas por el contenido de semillas de las deyecciones. Un fenómeno de esta naturaleza ha sido puesto en evidencia en Nepal en las letrinas de los rinocerontes (Dinerstein 1991), únicos puntos en que crece *Cassia tora*. A partir de estos puntos de colonización puede tener lugar una expansión secundaria al resto de la comunidad vegetal, siempre y cuando las especies introducidas sean capaces de reproducirse efectivamente en la misma (Gardener 1993). Este hecho puede explicar la rapidez con que las jaras colonizan huecos del monte mediterráneo incluso en lugares distantes de plantas que puedan proporcionar las semillas como se ha observado en la Sierra de Segura (P. Jordano, *comunicación personal*). Si las especies sólo prosperan sobre los excrementos, éstas se pueden mantener en el ecosistema mediante ciclos de colonización-desplazamiento competitivo como los que deben tener lugar en las letrinas de los rinocerontes recién comentadas. Dichos ciclos tienen como consecuencia un incremento de la diversidad (alfa y beta) de la comunidad vegetal (Denslow, 1985, Caswell y Cohen 1991a, b).

En el caso de las deposiciones de vaca, el efecto puntual de las mismas es más evidente por cuanto las boñigas mantienen una entidad espacial bien determinada tras su deposición. El hecho de que las boñigas cubran completamente la superficie de pastizal sobre la que caen, y el que puedan impedir el crecimiento de las plantas que quedan bajo ellas (Wall y Strong 1987, Lobo y Veiga 1990), hacen evidente la posibilidad de que los excrementos sean a la vez medio de transporte y lugar de crecimiento para las semillas dispersadas endozoócoramente.

En la Figura 4.13 puede verse que al final de la primavera la densidad de semillas de las boñigas es muy superior a la de los bancos de semillas de estos pastizales. Las más de 165.000 semillas/m² depositadas con estos excrementos son más del triple de las semillas habitualmente contenidas en el suelo (Levassor *et al.* 1990), y un 30% superiores a los valores encontrados en años excepcionalmente productivos (Ortega 1994). La extrapolación de los valores de 1990 (Figura 3.1) lleva a pensar que en años de mayor producción de semillas las boñigas de vaca pueden depositar densidades de semillas equivalentes a 500.000 semillas/m². En el conjunto del año, parece que entre mediados de abril y septiembre u octubre las boñigas disponen de una densidad de semillas más que suficiente para dar lugar a agrupaciones de plantas provenientes de semillas dispersadas endozoócoramente. Desde la llegada de las lluvias otoñales hasta el inicio de la fructificación primaveral, por contra, las boñigas contienen una densidad de semillas muy inferior, si bien prácticamente en todo momento superior a 1 semilla/cm².

3.7. Pero... ¿qué ocurre en el campo?

Toda la discusión anterior se basa en la suposición de que los excrementos de los herbívoros mantienen su integridad física después de ser depositados. Sin embargo ¿no desintegran los animales coprófagos la mayor parte de los excrementos depositados por los herbívoros? Efectivamente, los coprófagos, principalmente escarabeidos (Lumaret *et al.* 1992, 1993), destruyen, al menos parcialmente, los excrementos de los que se alimentan. Sin embargo, este proceso afecta sólo a una pequeña porción de los excrementos depositados en Viñuelas, de forma contraria a lo constatado en otras áreas (Wigley y Johnson 1981).

Los escarabajos atacan principalmente a los excrementos mientras están frescos, por lo que una vez secos se hallan más o menos a salvo de la acción destructiva de estos animales (Doubé 1990, Lobo y Veiga 1990). Debido a ello, y a su pequeño tamaño, los excrementos de conejo no son nunca desmenuzados por los escarabajos, y sólo una pequeña parte de los de gamo y ciervo lo son (Neff 1968, Wood 1988). Únicamente las deyecciones más líquidas de estos animales, en las que todos los excrementos se funden en una masa, son más atacadas por los escarabajos. Nuestra experiencia nos indica que, posiblemente, no más de un 5% de los excrementos de los cérvidos sufren el ataque de los coprófagos.

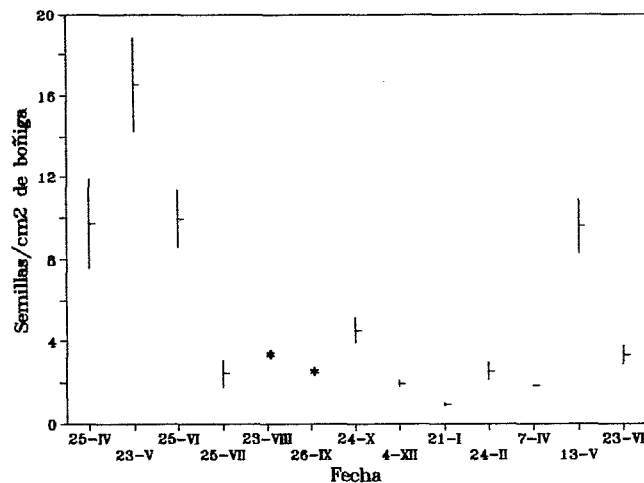


Figura 4.13. Densidad de semillas (número de semillas por $\text{cm}^2 \pm$ error típico) depositadas con las boñigas de vaca a lo largo del período de estudio. Los datos de 23-VIII y de 26-IX (señalados con un asterisco) se han obtenido por extrapolación del grosor medio de las boñigas de vaca a lo largo de todo el año a estas fechas, y teniendo en cuenta la densidad de semillas encontrada en las muestras de excremento de vaca de estas fechas.

Las boñigas de vaca, por su tamaño y contenido en humedad, son los excrementos más utilizados por los escarabajos coprófagos (Lumaret *et al.* 1992). Sin embargo, en muy contadas ocasiones producen una auténtica disgregación de las boñigas. Sólomente en momentos de gran humedad ambiental, cuando las boñigas son ocupadas por grandes cantidades de escarabajos del género *Ontophagus*, la disgregación de las mismas llega a ser completa (Doubé 1990, J. Herranz com. pers.). En general, la superficie externa de las boñigas se seca con prontitud, lo que evita su disgregación por los coprófagos y lleva a que las boñigas ocupadas por escarabajos sean parcialmente vaciadas por su interior pero mantengan su estructura externa original. En este caso, aunque la cantidad de excremento que forma la boñiga se vea disminuída, la densidad de semillas contenida por él seguirá siendo alta, y la superficie ocupada por la misma, inhibiendo la vegetación subyacente, idéntica (Galante *et al.* 1991). Todo esto suponiendo que la boñiga no sea rota y desplazada del lugar por el pisoteo del ganado y la acción de las grajillas, que con frecuencia campean por los pastizales volteando los fragmentos dispersos de boñigas en busca de artrópodos.

Además, la baja humedad ambiental frecuente en el área de estudio, y en especial durante el final de la primavera y el verano, lleva a que la mayor parte

de los excrementos cargados de semillas matengan su integridad. Los excrementos del conejo, el gamo y el ciervo se secan muy deprisa en esta época, y a las boñigas de vaca se les forma una costra externa antes de ser desmenuzadas por los escarabajos (Lobo y Veiga 1990, Lumaret *et al.* 1992). Un paseo estival por el campo nos muestra que la mayoría de las boñigas, completamente secas, apenas están taladradas en su interior por galerías de los coprófagos de pequeño tamaño. Aunque este hecho se encuentra asociado en algunas áreas al suministro de antiparasitarios al ganado (Wall y Strong 1987), éste no parece ser un problema en los pastizales mediterráneos por la degradación del producto bajo la intensa insolación a que se encuentran sometidos (Lumaret *et al.* 1993). Sin embargo, la propia insolación parece responsable de una menor degradación de las boñigas en los pastizales estudiados (Galante *et al.* 1991).

Los fragmentos de excremento arrancados por los escarabajos y enterrados en los alrededores contienen una cantidad de semillas de destino incierto. Es posible que sean ingeridas por los escarabajos o por las larvas que se desarrollen en ellos, pero quizás algunas sobrevivan y alcancen nuevos sitios en los que prosperar (van der Pijl 1982). Finalmente, las semillas supervivientes pueden quedar enterradas a demasiada profundidad para germinar (Bewley y Black 1982), aunque este hecho puede llevarlas a persistir en el suelo hasta que una perturbación las haga aflorar a la superficie (Baker 1974). En el infinito abanico de los posibles destinos que podríamos imaginar para estas semillas se incluirían incluso las lombrices de tierra, cuya efectividad en la disgregación de los excrementos y en el desplazamiento vertical de semillas en el suelo ha sido constatada en algunas ocasiones (Ridley 1930, van der Pijl 1982, Hendriksen 1991).

Aparte de la importancia que pueda tener en la introducción de especies (Ridley 1930, Janzen 1984, Gardener 1993), y en la alteración del banco de semillas de los lugares de defecación, tres puntos más merecen discusión acerca de la deposición de semillas en elevadas densidades en el interior de los excrementos: (a) la posibilidad de que tenga lugar una intensa predación de las semillas debido a la atracción de predadores a semejantes concentraciones de recursos, (b) la competencia intra e interespecífica que puede establecerse entre las germinaciones procedentes de las semillas dispersadas, y (c) la inercia que pueden disponer estas agrupaciones de semillas, tanto por la germinación escalonada de las semillas depositadas, como por la resiembra que se producirá si las plantas germinadas son capaces de reproducirse en el lugar de la deposición.

La alimentación preferente de los animales en los puntos de recursos más abundantes es un hecho bien establecido (Pyke 1984, Wiens 1985, Alcock 1989), que también ha sido comprobado en el caso de las hormigas, los máximos predadores de semillas en pastizales semiáridos como los estudiados (Capon y O'Connor 1990, Milton y Dean 1993). Por otra parte, se ha visto que los ratones pueden verse atraídos a los excrementos de caballo con mayores densidades de semillas, llevando a la predación de hasta un 87% de las mismas (Janzen 1982b). Sin embargo, el tamaño de las semillas de *Enterolobium cyclocarpum* utilizadas en este experimento (0,3-1,2 g. Janzen 1983) y el que los predadores de las mismas fuesen ratones dificultan la extrapolación del resultado a la predación de semillas de menos de 1 mm. por las hormigas.

Según nuestra experiencia, la predación por las hormigas de las semillas contenidas en los excrementos debe ser prácticamente nula, ya que a lo largo de las numerosas horas de trabajo de campo nunca hemos observado este hecho. Las hormigas únicamente parecen ser atraídas por los excrementos frescos de los cérvidos en verano, de los que sólo recogen los restos mucilaginosos que los recubren, posiblemente por su contenido en agua (Carpintero 1995). Una vez que los excrementos están secos, las hormigas parecen despreciarlos completamente pese a contener grandes cantidades de semillas, por lo que éstas deben encontrarse libres del riesgo de ser predadas. Así, el hecho de que las semillas se encuentren embebidas en la masa de excremento parece evitar su predación por las hormigas, que generalmente recolectan las semillas caídas en el suelo o contenidas en los frutos en las propias plantas (Louda *et al.* 1990). Únicamente las boñigas de vaca caídas sobre la entrada de un homiguero son desmenuzados por estos animales, pero por razones obviamente diferentes de las que nos ocupan.

Las plantas nacidas de los excrementos pueden verse sometidas a una competencia especialmente fuerte por la gran densidad de semillas existente, tanto interespecífica como sobre todo intraespecífica. Ya vimos en el capítulo precedente que las mayores densidades de semillas en los excrementos tenían su origen en la presencia de las semillas de unas pocas especies en grandes cantidades, y es un principio establecido que la competencia entre plantas es máxima si éstas pertenecen a la misma especie (Ricklefs 1979, Turkington y Mehrhoff 1990). Por tanto, si las semillas depositadas germinan de forma más o menos sincrónica, la competencia entre germinaciones puede ser muy intensa.

La germinación escalonada de las semillas, sobre todo si el desfase de la germinación es interanual por la presencia de letargos, puede disminuir la intensidad de esta competencia y, lo que es más importante, puede dar a la especie sucesivas oportunidades para su ecesis en el punto en que se defecaron las semillas. Esta forma de dispersión en el tiempo asociada a los letargos se considera beneficiosa para el mantenimiento de las poblaciones de las especies que los poseen, y se ha propuesto repetidas veces como principal ventaja de ellos (Fenner 1985, Venable 1989).

Recordando la relación entre la posesión de letargos por cubiertas impermeables y la supervivencia a la digestión de las semillas comentada en el capítulo anterior, las semillas defecadas podrían presentar una germinación más escalonada que las diseminadas por otros medios. Aunque existe la posibilidad de que la digestión acelere la germinación de las semillas (van der Pijl 1982, Barnea *et al.* 1991, Miller 1993), los altos porcentajes de germinación encontrados en las muestras durante su segundo año de cultivo en el invernadero (similares a los del primero) parecen apoyar el retardamiento de la germinación más que su aceleración por la escarificación de las cubiertas. Este aumento del porcentaje de semillas aletargadas tras el paso por el tracto digestivo de un vertebrado ha sido comprobado en algunas ocasiones (Janzen 1983), incluso en el caso de las leguminosas dispersadas endozoócoramente por las vacas (Gardener *et al.* 1993b). Dicho aumento puede estar propiciado por la digestión de las semillas no aletargadas (Janzen *et al.* 1985, Gardener *et al.* 1993b) o por la inducción de letargos por las condiciones anóxicas del tracto digestivo del herbívoro (Bewley y Black 1982).

4. Conclusiones

Los resultados muestran que la mayoría de las semillas dispersadas endozoócoramente son diseminadas por las vacas, seguidas como dispersantes a bastante distancia por los ciervos, conejos y gamos. Las diferencias interanuales en la densidad de semillas contenidas en los excrementos pueden alterar en ocasiones el orden entre los últimos tres herbívoros, pasando el conejo a ser la segunda especie más dispersante debido a que a lo largo del año defeca entre el

triple y el quíntuple de la cantidad de excremento depositada por metro cuadrado de Viñuelas por cualquiera de los cérvidos.

Aunque el número de semillas movilizadas es muy alto, el porcentaje de semillas de la comunidad vegetal que son dispersadas endozoócoramente es bastante bajo debido en buena parte a la limitación en la carga de herbívoros que puede mantener el ecosistema. Así, la cantidad de semillas depositadas con los excrementos es variable entre formaciones vegetales en función de la intensidad de uso que hacen de ellas los animales. Las formaciones arbustivas, jarales y en menor medida matorrales mixtos, reciben una cantidad de semillas muy baja dado que sólo el conejo y en menor medida el ciervo hacen un uso frecuente de ellas. Por contra, los pastizales arbolados de las dehesas y fresnedas tienen un uso más intenso, casi exclusivo en el caso del gamo y la vaca, que los lleva a recibir hasta veinte veces más semillas que los jarales, las formaciones menos utilizadas por los cuatro herbívoros.

Sin embargo, las deyecciones de los cuatro animales contienen prácticamente en todo momento algunas semillas, y estacionalmente grandes cantidades de ellas, que generan acumulaciones puntuales de semillas de las especies más dispersadas en los puntos en que se defecan. Estos acúmulos de semillas, depositadas en un medio rico en nutrientes y aparentemente libres de la predación, pueden jugar un importante papel en la introducción de especies y en los procesos que tienen lugar a la escala de las deyecciones (centímetros a decímetros). De esta forma, la endozoocoria por herbívoros puede influir en la comunidad vegetal a través de su efecto en los procesos a pequeña escala.

Por último, hemos de tener en cuenta que hasta el momento se ha tratado con datos de deposición de semillas y se ha supuesto que esta deposición ha de tener algún efecto sobre la comunidad vegetal. La dispersión endozoócora no tendría valor si las semillas son predadas, son incapaces de germinar en condiciones naturales o perecen por la competencia entre sí y con las plantas procedentes de semillas dispersadas por otros medios. Alternativamente, hemos visto que quizás las deyecciones proporcionen a las semillas contenidas en ellas espacio y condiciones propicias para el establecimiento exitoso de nuevas plantas, y que por ello la endozoocoria pueda considerarse una dispersión de calidad.

Capítulo 5.

El efecto de la endozoocoria sobre los bancos de semillas de otoño

1. Justificación

Una vez realizada la descripción general de la endozoocoria por herbívoros en el área de estudio, se puede abordar el segundo gran objetivo planteado al inicio de este trabajo: el análisis de los efectos del proceso sobre las comunidades vegetales. Todos los resultados presentados hasta este momento provienen de la medición de la cantidad de semillas que son devueltas al ecosistema a través de los excrementos de los herbívoros, por lo que las conclusiones presentadas hasta el momento se basan en la suposición de que estas semillas de una forma u otra prosperarán allá donde se depositan. Sin embargo, ya se han mencionado en varias ocasiones procesos posteriores a la deposición de las semillas que son definitivos a la hora de ver cuál es el efecto de la dispersión endozoócora sobre las comunidades vegetales. Entre estos procesos, los más importantes y a los que se dedicarán éste y los capítulos posteriores, tienen que ver con: (a) la probabilidad de que las semillas dispersadas por los herbívoros sobrevivan durante el estío y se encuentren en otoño en disposición de germinar y dar lugar a nuevas plantas, (b) la capacidad de las semillas contenidas en los excrementos de germinar en condiciones naturales y dar lugar a plantas con vitalidad suficiente para asegurar su reproducción posterior, y (c) la posibilidad de que las semillas diseminadas en los excrementos sean capaces de determinar la vegetación de los puntos en que son depositados tal y como hemos supuesto anteriormente. La respuesta a estas dos últimas cuestiones será clave para saber si las semillas dispersadas en los excrementos disfrutan de su deposición en lugares privilegiados en los que sus posibilidades de prosperar

sean mayores; esto es, si la endozoocoria por los herbívoros puede considerarse una dispersión de calidad que compense los costes asociados a ella.

En concreto, este capítulo aborda la importancia de la endozoocoria en los bancos de semillas existentes en el otoño en dos tipos de perturbaciones de pequeño tamaño, unas generadas para estudiar experimentalmente este proceso, y otras producidas por las vacas: los lugares de caída de las boñigas. La generación de perturbaciones de todo tipo es un hecho cotidiano en el sistema estudiado, y los procesos asociados a ellas se consideran claves en la dinámica de la vegetación. En este contexto, las perturbaciones estudiadas nos sirven para cuantificar el efecto de la dispersión sobre los bancos de semillas, y para analizar la supervivencia de las semillas hasta el momento de la germinación.

2. Importancia de la endozoocoria en la generación de bancos de semillas en pequeñas perturbaciones

2.1. Metodología

2.1.1. Generación de bancos de semillas en pequeñas perturbaciones

Teniendo en cuenta el gradiente fundamental de variación de estos pastizales asociado a las laderas, y el tamaño que habitualmente tienen muchas perturbaciones naturales en los mismos, se realizó este experimento según el siguiente diseño: En la Majada de las Vacas se establecieron cuatro transectos orientados a favor de la pendiente, desde las partes más altas de la ladera ocupadas por el pastizal, limitantes con el jaral, hasta la zona llana del fondo. En cada uno los transectos se delimitaron tres parcelas experimentales, en sus porciones alta, media y baja. En los vértices de las 12 parcelas, de 2x2 m., se ubicaron cuatro unidades experimentales de 40x40 cm. en las que se sustituyeron los 10 cm. superficiales de suelo por arcosa proveniente de capas profundas de suelo. Este sustrato presentaba la misma textura que el sustituido, y se comprobó, por cultivo de forma análoga al referido más abajo, que no contenía semillas germinables.

Las 48 unidades experimentales se establecieron en febrero de 1990, con anterioridad al inicio de la floración en el pastizal. A partir de esta fecha, y hasta

la recolección de las muestras, la mitad de las unidades experimentales de cada parcela se dedicó al tratamiento "sin excrementos", retirándose quincenalmente los excrementos caídos en ellos. La otra mitad, "con excrementos", no fué intervenida de ninguna forma y representa el tratamiento control. Dos muestras ocupadas por sendos hormigueros se eliminaron del experimento para evitar el posible efecto mirmecócoro o diszoócoro asociado a las hormigas (King 1977; Pijl 1982). Junto con ellas se retiraron las muestras sometidas al tratamiento complementario a fin de mantener el equilibrio de zonas altas, medias y bajas entre muestras con y sin excrementos (Anexo VI).

Antes de las primeras lluvias otoñales, en el mes de septiembre, se recogió del centro de cada unidad experimental, mediante una sonda cuadrangular, una muestra de suelo de 10x10 cm. y 4 cm. de profundidad para la estimación del banco de semillas. La estimación se realizó por cultivo en un invernadero durante los períodos octubre-julio de tres años consecutivos (1990-91, 91-92 y 92-93). El cultivo de las muestras, previamente disgregadas y pasadas por un tamiz de 4 mm. de luz, se realizó en una capa fina (1,5-2 cm.) extendida sobre una gasa y apoyada en un lecho de vermiculita que se mantuvo siempre húmedo por riego inferior. El cultivo en el invernadero y la determinación y recuento de germinaciones se llevaron a cabo siguiendo el método que se explicó en el capítulo de metodología general.

2.1.2. Producción de semillas

Se utilizan los datos de producción de semillas por el pastizal ya presentados en el Capítulo 3. Dichos datos fueron tomados en dos de los cuatro transectos en que se estudiaron las perturbaciones de forma sincrónica con las retiradas de los excrementos caídos en las perturbaciones del tratamiento "sin excrementos". Los puntos de muestreo de la floración-fructificación se establecieron a 2 y 3 m. de distancia de las parcelas de dos transectos de orientaciones opuestas (aproximadamente Este y Oeste).

En todas las comparaciones se ha utilizado la estimación de la producción anual de semillas, calculada para cada especie como la suma de los datos de los 13 muestreos quincenales realizados. Los datos de las partes altas, medias y bajas

se usan por separado en las comparaciones con los bancos de semillas de las tres porciones de las laderas, y de forma conjunta para las llevadas a cabo con las semillas germinadas de las muestras de excrementos de conejo.

2.1.3. Dispersión de semillas por los conejos

Los datos de dispersión de semillas en los excrementos de conejo que se utilizan son los mismos de la primavera de 1990 que se presentaron en el Capítulo 3 (Anexo I). Dichos excrementos se tomaron en la Majada de las Vacas coincidiendo con las visitas quincenales en que se retiraron los excrementos de la mitad de las perturbaciones y se estimó la producción de semillas por el pastizal. La lista de especies dispersadas endozoócoramente por los conejos (en adelante "especies endozoócoras") reúne a todas las germinadas en las muestras de excremento. El valor para cada especie utilizado en los análisis de similitud es el resultante de la suma de las germinaciones encontradas en las 104 muestras de excremento. De lo expuesto al hablar de la variabilidad de la dispersión endozoócora se deduce que esta lista es en realidad una aproximación a las especies dispersadas con los excrementos de conejo en la Majada de las Vacas en 1990, ya que algunas especies ausentes de las muestras que nosotros analizamos son también dispersadas. Por ello, el uso del término "especie endozoócora" en este capítulo debe entenderse restringido al ámbito del mismo.

La deposición de excrementos de gamo, ciervo y vaca en las parcelas fué prácticamente nula, por lo que únicamente se analiza el caso del conejo. La restricción del estudio al conejo facilita además la realización de comparaciones florísticas, dado que el ámbito vital de este herbívoro es de extensión similar al sistema estudiado (Soriguer 1981, Cowan 1991).

2.1.4. Análisis de datos

Se han utilizado métodos no paramétricos por la falta de normalidad de los datos de número de germinaciones, riqueza y diversidad (H' de Shannon, Magurran 1988) de las muestras puesta en evidencia en un análisis preliminar, y por su naturaleza semicuantitativa en el caso de la producción de semillas (Sokal y Rohlf

1979; Potvin y Roff 1993). Los métodos utilizados son de uso corriente: binomial, U de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis para el contraste de hipótesis, y coeficiente de correlación de rangos de Spearman para el cálculo de similitudes y correlaciones. En todos los casos se ha fijado como nivel de significación $p=0,05$; aunque se han incluido también las probabilidades $p<0,1$ en la tabla de resultados de la comparación del número de germinaciones de cada especie en las perturbaciones con y sin excrementos.

De forma previa a todos los análisis se comprobó la homogeneidad de las variables utilizadas en el estudio entre los cuatro transectos a nivel de conjunto y para las tres posiciones de ladera independientemente, no encontrándose diferencias significativas en ninguna de ellas.

La representación de las tendencias generales de variación de los bancos de semillas se ha realizado mediante el escalado bidimensional (*Multi-Dimensional Scaling* resuelto en dos dimensiones) por el método de Kruskal, sobre la matriz de similitudes entre muestras (SYSTAT 1992). La utilización de una tercera dimensión en el análisis no se mostró más informativa, y se estimó innecesaria por cuanto la representación bidimensional absorbía el 80,2% de la varianza (*stress* de la configuración final 0,21). Las tendencias de variación de las parcelas en función del tratamiento experimental y la posición en la ladera se analizaron mediante ANOVAs de sus coordenadas en la ordenación espacial.

La comparación entre la similitud de la composición de los bancos de semillas de las perturbaciones con excrementos y sin excrementos se realizó tomando como base los coeficientes de correlación entre las muestras. Debido a la falta de independencia entre los 231 coeficientes de correlación entre las 22 muestras de cada tipo, las diferencias estadísticas se analizaron mediante un test de signos aplicado sobre similitudes medias entre las muestras de ambos tipos. Cada similitud media se calculó a partir de la extracción de 11 coeficientes de correlación entre las muestras, agrupándolas por parejas al azar sin repetición. Este procedimiento se repitió 100 veces a cada grupo de muestras, aplicándose posteriormente el test de signos sobre los 100 pares de datos obtenidos de este modo. Este método (a) asegura la independencia de los valores utilizados en cada cálculo de la similitud media, y (b) la repetición del mismo refleja las diferentes formas en que podrían agruparse las parcelas para este cálculo, y por tanto los

posibles resultados individuales de un cálculo de similitudes como el realizado (del que existen $1,37 \times 10^{10}$ diferentes).

2.2. Resultados

La mayor parte de las germinaciones en las muestras de bancos de semillas ($n=4.334$) tuvieron lugar durante el primer año de cultivo (85,3%), quedando para el segundo y tercer años únicamente un 10% y un 4,7% respectivamente. Por contra, las germinaciones en las muestras de excrementos de conejo ($n=2.034$) ocurrieron más repartidas entre los tres años, con un 40,7%; 42,6% y 16,7% durante el primer, segundo y tercer años respectivamente. Este valor equivale aproximadamente a 6,5 germinaciones/g. de excremento a lo largo de la primavera, aunque esta cifra tiene únicamente valor indicativo por la estacionalidad del proceso. De un total de 83 especies encontradas a lo largo del experimento, 52 germinaron de las muestras de excrementos de conejo.

La recuperación del banco de semillas en las perturbaciones parece ser bastante rápida, ya que después de una primavera aquéllos de las perturbaciones control (con excrementos) poseían un número de semillas germinables (media \pm desviación típica: $122,1 \pm 81,6$) y una riqueza ($19,3 \pm 5,5$) similares a los encontrados en las etapas pioneras de la sucesión (125 semillas y 15 especies en muestras de 10×10 cm., Levassor *et al.* 1990).

2.2.1. El efecto de los excrementos en la generación de bancos de semillas

Los bancos de semillas de las muestras sin excrementos poseían un número significativamente menor de semillas germinables (disminución del 45,5%), menor riqueza (42,1%), y una diversidad más baja (0,21 bits menos) que los de las muestras con excrementos ($p < 0,05$ en los tres casos en el test de la U de Mann-Whitney, Tabla 5.1). El incremento de las tres variables por la aportación de semillas con los excrementos se superpone a un gradiente de aumento de las mismas en las posiciones inferiores en la ladera (ver Figura 5.1 para la media del número de germinaciones y la riqueza en las diferentes porciones de las laderas).

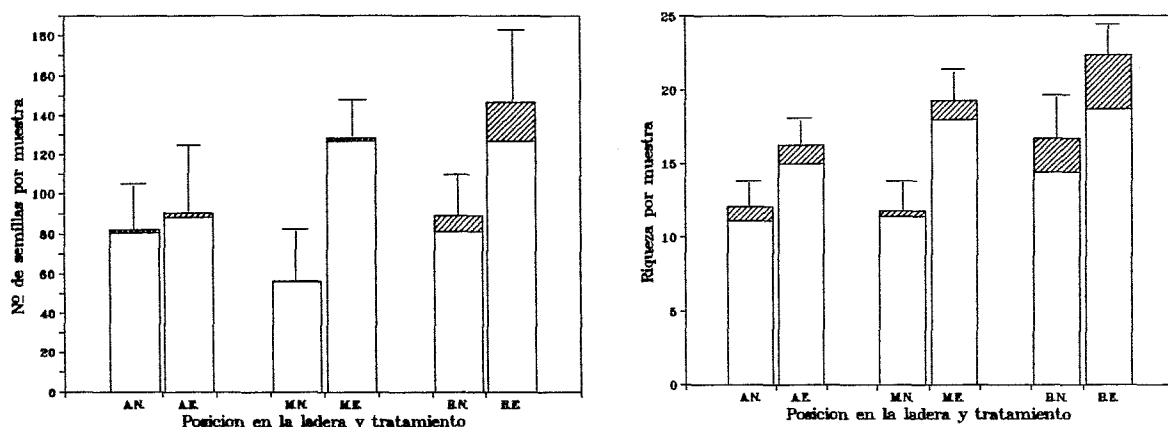


Figura 5.1. Media (+ error típico) del número de semillas y especies germinadas por muestra de banco de semillas en función de la posición en la ladera (A, alta; M, media; B, baja) y del tratamiento experimental (N, muestras sin excrementos; E, muestras con excrementos). En cada barra se separan las "especies endozoócoras" (huevo) del resto (rayado).

Tabla 5.1. Mediana del número de germinaciones, riqueza y diversidad (H' de Shannon en bits) de las muestras de banco de semillas de las perturbaciones a las que se retiraron los excrementos y a las que no, y test de comparación entre los dos tratamientos.

	Muestras de banco de semillas		Test de comparación	
	Sin excrementos	Con excrementos	U de Mann-Whitney	p
Nº de germinaciones	57	104,5	151	0,033
Riqueza	11	19	129	0,008
Diversidad H'	2,12	2,33	149	0,029

El grupo las "especies endozoócoras" y las que no lo son presentan un comportamiento distinto en función del tratamiento experimental y de la posición en la ladera de las muestras (Figura 5.1 y Tabla 5.2). Las "endozoócoras" tienen una frecuencia y abundancia significativamente mayores en el banco de semillas de las muestras con excrementos, y se comportan de forma independiente de la posición de las muestras en la ladera (Tabla 5.2). Por contra, el resto de las especies son significativamente más frecuentes y abundantes en las partes bajas y no responden a la presencia o no de excrementos.

El número de germinaciones de cinco especies es significativamente superior en los bancos de semillas con excrementos: *Andryala integrifolia*, *Galium murale*, *Herniaria hirsuta*, *Veronica arvensis* y *Vulpia ciliata* (U de Mann-Witney,

Tabla 5.2. Resultados de los tests sobre la influencia del tratamiento (con/sin excrementos) y la posición en la ladera (alta/media/baja) sobre el número de germinaciones y especies presentes en las muestras de banco de semillas de las perturbaciones (n=44) separando las especies endozoócoras del resto.

Test	Especies endozoócoras		Resto de las especies	
	Nº de germinaciones	Riqueza	Nº de germinaciones	Riqueza
U de Mann-Whitney para el tratamiento	149 p=0,029	121 p=0,004	179 p=0,130	167,5 p=0,072
Kruskal-Wallis para la posición en la ladera	0,090 p=0,638	2,381 p=0,304	18,592 p=0,000	16,032 p=0,000

$p < 0,05$). Todas estas especies germinaron de las muestras de excrementos de conejo (Tabla 5.3). En esta tabla puede verse también cómo el aumento del número de germinaciones en las perturbaciones con excrementos tiene lugar en un alto número de especies, para las que no es posible comprobar individualmente la significación del aumento pese a que el efecto de los excrementos es claro en algunos casos como *Juncus bufonius*, *J. inflexus*, *Arenaria leptoclados* ó *Cerastium semidecandrum*.

2.2.2. Tendencias generales de variación de los bancos de semillas

En aparente contradicción con los resultados recién expuestos, la principal fuente de variación semicuantitativa entre los bancos de semillas proviene de la posición de las parcelas en la ladera, apreciándose un gradiente desde las partes bajas a las altas (eje de abscisas en la Figura 5.2). El efecto de los excrementos en el banco de semillas parece de carácter secundario, y no presenta una tendencia direccional definida. El análisis de la varianza de las posiciones en el espacio de las muestras indica que, efectivamente, existe una variación significativa en el valor de las abscisas asociada a la posición en la ladera, pero que ni abscisas ni ordenadas varían en función del tratamiento experimental (Tabla 5.4).

Otro detalle interesante, algo más difícil de apreciar en la representación, es la mayor proximidad entre sí de las muestras con excrementos que la existente entre las parcelas en que se retiraron aquéllos. Volviendo a los datos originales

Tabla 5.3. Número de germinaciones de cada especie en los bancos de semillas de las perturbaciones con y sin excrementos, y probabilidades menores de 0,01 asociadas a la diferencia en el test de la U de Mann-Whitney. Se indican con un asterisco las especies que germinaron de las muestras de los excrementos de conejo.

Germinaciones en los bancos de semillas de las perturbaciones							
Especies	Con excrementos	Sin excrementos	p	Especies (cont.)	Con excrementos	Sin excrementos	p
<i>Andryala integrifolia</i> *	16	5	0,046	<i>Logfia minima</i> *	19	7	-
<i>Anthemis arvensis</i>	6	0	-	<i>Lolium rigidum</i>	2	0	-
<i>Anthriscus caucalis</i>	0	1	-	<i>Lophocloa cristata</i> *	49	25	0,094
<i>Apera interrupta</i> *	31	19	-	<i>Myosotis discolor</i>	5	0	-
<i>Aphanes microcarpa</i> *	178	165	-	<i>Myosotis persoonii</i>	12	3	-
<i>Arabidopsis thaliana</i> *	2	0	-	<i>Myosotis stricta</i> *	22	31	-
<i>Arenaria leptoclados</i> *	122	60	-	<i>Neostema apulum</i>	2	1	-
<i>Asteriscus aquaticus</i>	3	6	-	<i>Phleum pratense</i>	0	1	-
<i>Biserrula pelecinus</i> *	87	99	-	<i>Plantago afra</i> *	24	6	-
<i>Brassica barrelieri</i> *	14	9	-	<i>Plantago loeflingii</i>	1	0	-
<i>Campanula erinus</i> *	23	3	-	<i>Poa annua</i> *	24	25	-
<i>Capsella bursa-pastoris</i> *	3	1	-	<i>Poa bulbosa</i>	13	6	-
<i>Centaurea melitensis</i>	1	0	-	<i>Polycarpon tetraphyllum</i> *	418	153	0,050
<i>Cerastium glomeratum</i> *	2	3	-	<i>Sagina apetala</i> *	340	306	-
<i>Cerastium semidecandrum</i> *	275	167	-	<i>Scandix australis</i>	14	6	0,063
<i>Cistus ladanifer</i> *	1	1	-	<i>Sisymbrium runcinatum</i> *	19	3	0,090
<i>Crassula tillaea</i> *	70	119	-	<i>Spergularia purpurea</i> *	66	45	-
<i>Crepis capillaris</i> *	145	31	-	<i>Stellaria media</i> *	14	9	-
<i>Cruciata pedemontana</i> *	66	9	-	<i>Trifolium arvense</i>	4	2	-
<i>Erodium cicutarium</i>	2	0	-	<i>Trifolium cernuum</i> *	0	2	-
<i>Erophila verna</i> *	19	8	-	<i>Trifolium glomeratum</i> *	2	0	-
<i>Filago pyramidata</i> *	5	1	-	<i>Trifolium retusum</i>	1	0	-
<i>Gajea lutea</i>	7	2	-	<i>Trifolium suffocatum</i> *	31	20	-
<i>Galium murale</i> *	7	0	0,038	<i>Trifolium tomentosum</i> *	21	2	-
<i>Galium parisiense</i> *	9	10	-	<i>Tuberaria guttata</i> *	3	0	0,076
<i>Geranium molle</i>	24	15	-	<i>Urtica urens</i> *	3	0	-
<i>Geranium rotundifolium</i>	96	33	-	<i>Veronica arvensis</i> *	141	80	0,033
<i>Heliotropium europaeum</i> *	15	10	-	<i>Viola kitaibeliana</i> *	13	15	-
<i>Herniaria hirsuta</i> *	56	39	0,014	<i>Vulpia ciliata</i> *	56	34	0,033
<i>Hypochoeris glabra</i>	2	1	-	<i>Vulpia membranacea</i>	1	1	-
<i>Juncus bufonius</i> *	3	0	-	<i>Vulpia muralis</i> *	58	42	-
<i>Juncus inflexus</i> *	14	0	-	<i>Vulpia myuros</i>	2	1	-
<i>Legousia castellana</i> *	0	1	-	<i>Vulpia unilateralis</i> *	2	3	-
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0	1	-	Total especies	2.686	1.648	0,033

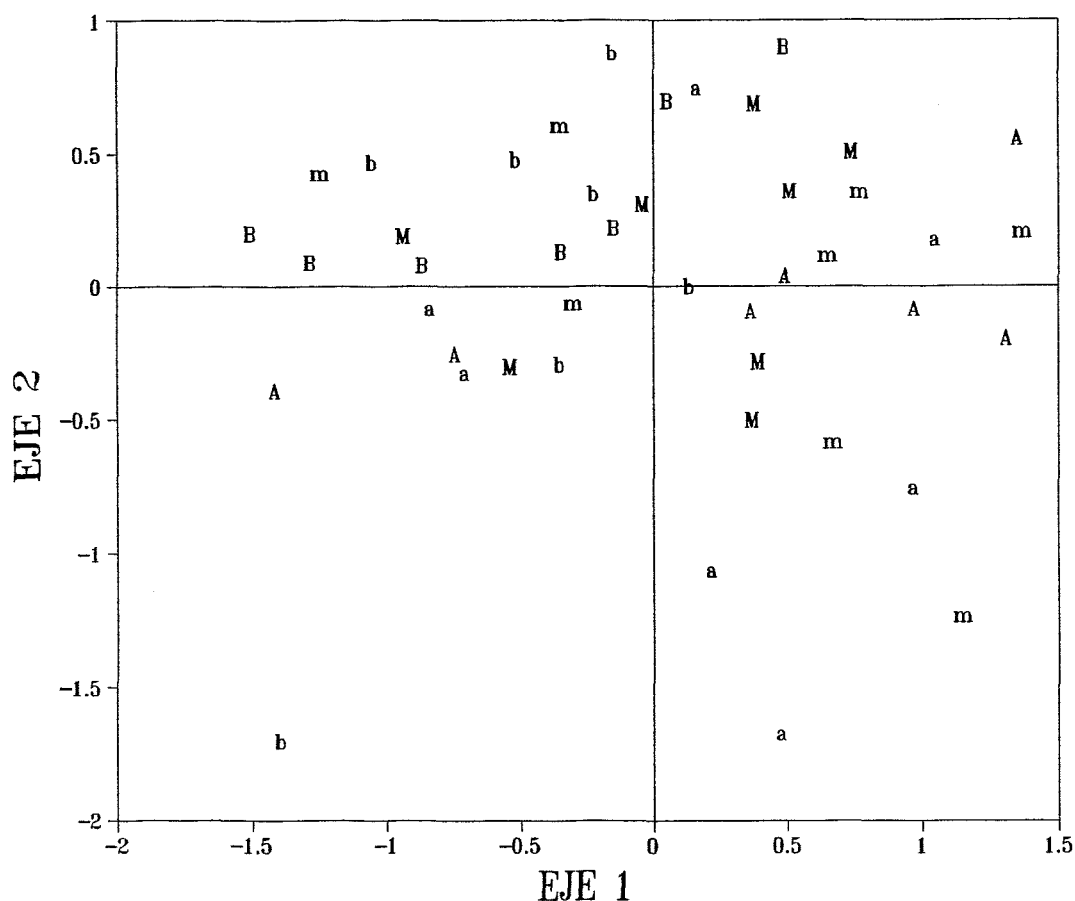


Figura 5.2. Ordenación espacial de la composición de los bancos de semillas de las perturbaciones a las que se retiraron los excrementos (letras minúsculas) y a las que no (mayúsculas). A/a, zonas altas; M/m, zonas medias; B/b, zonas bajas de las laderas.

sobre los que se basa la representación, los coeficientes de correlación de Spearman entre las muestras, se comprueba que existen diferencias significativas entre los valores de similitud de las muestras con y sin excrementos. Únicamente en tres de las 100 parejas de similitudes medias obtenidas la similitud entre las muestras sin excrementos fué mayor que la existente entre parcelas con excrementos (test de signos, $p < 0,001$). Esta diferencia es evidente en la representación del diagrama de frecuencias acumuladas de los coeficientes de correlación de ambos tipos de muestras agrupados en intervalos (Figura 5.3), en el que se ve el desplazamiento hacia la izquierda de la distribución de los coeficientes de correlación entre muestras sin excrementos. La mayor similitud entre las parcelas con excrementos indica que las semillas contenidas en ellos tuvieron un efecto homogeneizador sobre la composición de los bancos de semillas

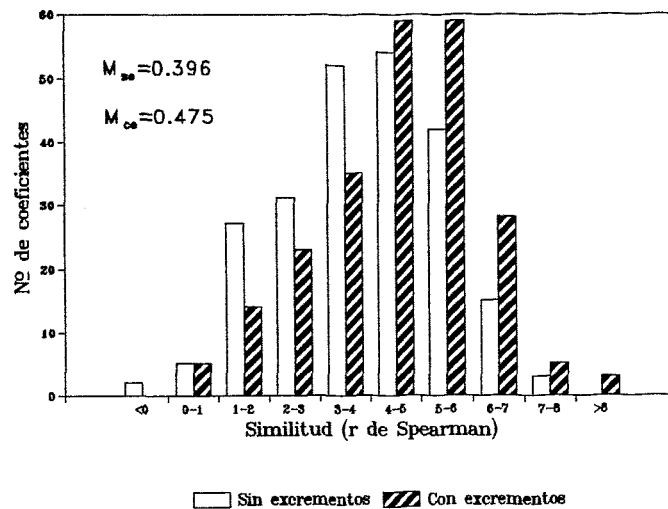


Figura 5.3. Similitud entre los bancos de semillas con y sin excrementos. La longitud de las barras indica el número de coeficientes de correlación en intervalos de 0,1 unidades, que se presentan en el eje de abscisas directamente como unidades por simplicidad de representación. M_{sc} , mediana de los valores entre muestras sin excrementos; M_{cc} , mediana de los valores entre muestras con excrementos.

Tabla 5.4. ANOVA del efecto del tratamiento (con/sin excrementos), la posición en la ladera y la interacción tratamiento x posición en la ladera en las coordenadas de los bancos de semillas en el análisis de ordenación (Figura 5.2).

Efecto sobre la abscisa				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Tratamiento	1	0,011	0,018	0,894
Posición en la ladera	2	2,741	4,578	0,017
Interacción	2	0,131	0,219	0,804
Error	38	0,599		
Efecto sobre la ordenada				
Factores	g.l.	M.C.	F	p
Tratamiento	1	0,796	2,265	0,141
Posición en la ladera	2	0,648	1,844	0,172
Interacción	2	0,051	0,146	0,865
Error	38	0,351		

de las perturbaciones, haciendo más similares a las muestras de zonas altas, medias y bajas.

Tabla 5.5. Similitud media (medida a través del coeficiente de correlación de Spearman) entre el contenido de semillas de las muestras de bancos de semillas con y sin excrementos y la producción de semillas estimada en la porción de ladera correspondiente. De algunas muestras no germinó ninguna especie "no endozoócora", por lo que las correlaciones no pudieron calcularse. Para el resto de los datos, $n=7$ en las partes altas y bajas de las laderas, $n=8$ para las medias, y $n=22$ para el conjunto de la ladera.

	Bancos de semillas							
	Alta		Media		Baja		Ladera completa	
	Sin excr.	Con excr.	Sin excr.	Con excr.	Sin excr.	Con excr.	Sin excr.	Con excr.
Todas las especies	0,428	0,460	0,417	0,609	0,392	0,465	0,413	0,516
Especies endozoócoras	0,472	0,506	0,453	0,592	0,441	0,536	0,455	0,547
Resto de las especies	0,133 $n=4$	0,203 $n=3$	0,201 $n=2$	0,094 $n=7$	0,220 $n=6$	0,206 $n=7$	0,188 $n=12$	0,159 $n=17$

2.2.3. Relaciones con la producción de semillas

La producción de semillas por el pasto circundante de las perturbaciones es determinante en la generación de sus bancos de semillas, por cuanto la dispersión endozoócora y la llevada a cabo por otros medios son fuertemente dependientes de ella. Únicamente dos de las 44 muestras de las perturbaciones no mostraron una similitud significativa (medida a través del coeficiente de correlación, $p < 0,05$) entre las semillas germinadas y la producción de las mismas por la vegetación circundante. Estas similitudes son algo superiores en las parcelas con excrementos que en las desprovistas de ellos (ver las medias en la Tabla 5.5), aunque la diferencia sólo resulta significativa en las zonas medias (test de Mann-Whitney, $U=13$; $p < 0,05$), y no en las altas ni en las bajas ($U=23$ y $U=16$ respectivamente, n.s.).

Este resultado parece deberse a que el conejo se comporta como un dispersante poco selectivo. Dos tercios de las especies encontradas en este experimento son diseminadas endozoócoramente (Tabla 5.3), y la abundancia de las semillas en los excrementos se correlaciona con la producción de ellas en el pastizal, tanto para el total de las especies ($r=0,339$; $p < 0,05$; $n=83$), como para el grupo de las endozoócoras ($r=0,462$; $p < 0,05$; $n=52$).

Por último, las especies endozoócoras y las no endozoócoras presentan caracteres distintivos en cuanto a su producción de semillas en las diferentes porciones de las laderas (Tabla 5.6) y en la similitud entre producción por el pastizal y abundancia en los bancos de semillas (Tabla 5.5). Por un lado, la

Tabla 5.6. Estimación de la producción de semillas por los diferentes sectores de la ladera separando las especies endozoócoras del resto. Los datos presentados (media \pm desviación típica) corresponden a la producción estimada por especie a lo largo del período de estudio, obtenida por la suma de las 12 estimaciones quincenales de su fructificación en los cuatro puntos de muestreo de cada sector de la ladera.

Posición en la ladera	Producción estimada de semillas	
	Especies endozoócoras	Especies no endozoócoras
Alta	8,27 \pm 13,14	3,39 \pm 7,80
Media	8,27 \pm 13,05	2,82 \pm 4,64
Baja	8,52 \pm 13,29	4,11 \pm 5,54
Kruskal-Wallis	0,241	2,625
p	0,886	0,269

producción de semillas por las "especies endozoócoras" es muy constante a lo largo de las laderas ($K=0,24$; $p>0,05$ para la diferencia entre posiciones de la ladera) mientras que está algo más concentrada en las zonas bajas en las "especies no endozoócoras", si bien la diferencia no es significativa ($K=2,56$; $p>0,05$). Por otra parte, la cantidad de semillas de "especies endozoócoras" en las muestras de suelo se correlaciona significativamente con su producción en los alrededores (41 de 44 casos, $p<0,05$ en el test de la binomial), de forma contraria a lo que ocurre con las no endozoócoras (2 de 29, $p<0,05$, ver medias en la Tabla 5.5).

3. Supervivencia de las semillas dispersadas en excrementos de vaca hasta el momento de la germinación.

3.1. Métodos

3.1.1. Diseño experimental

Este experimento se realizó con objeto de saber si las semillas diseminadas en las boñigas de vaca sobreviven en estado viable hasta el otoño, momento de la

germinación. El 5 de junio de 1991 se marcaron 20 boñigas de vaca recién depositadas, de cada una de las cuales se tomó una pequeña muestra para la determinación del contenido de semillas tal y como se hizo con las muestras utilizadas en otros capítulos.

De las 20 boñigas, a 6 se les extrajo una porción de aproximadamente 4x4 cm. mensualmente hasta la llegada del otoño (fechas de recolección: 8 de julio, 12 de agosto, 13 de septiembre y 11 de octubre). De las otras 14, únicamente se tomaron la muestra inicial, en fresco, y la de octubre. Las porciones se sacaron con una navaja del centro de las boñigas y se les retiraron los elementos caídos sobre ellas y la parte mas próxima al suelo, que presentaba una mezcla de excremento y tierra procedente de la acción de los escarabajos.

Todas las muestras se cultivaron, siguiendo el método general de cultivo de muestras de excrementos ya explicado, durante los períodos octubre-julio de 1991-92 y 1992-93.

3.1.2. Análisis de datos

La comparación de los datos del número de semillas y especies germinadas por muestra de junio y octubre se realiza de forma pareada mediante el test de rangos con signo de Wilcoxon. La relación entre la densidad de semillas original y la supervivencia de éstas se ha analizado con el coeficiente de correlación de rangos de Spearman entre el número de semillas germinadas de las muestras de junio y el número germinado de las de octubre expresado en forma de tanto por ciento de las primeras. La representación gráfica de la supervivencia se ha llevado a cabo expresando los datos de cada fecha en este tanto por ciento.

3.2. Resultados

Un total de 972 semillas germinaron de las muestras de excremento fresco tomadas de las 20 boñigas en el mes de junio (media \pm desviación típica: $48,6 \pm 36,4$), y únicamente 511 de aquéllas recolectadas de las mismas boñigas en octubre ($25,6 \pm 17,6$). De estos datos se deduce que existe una pérdida significativa de semillas germinables (aproximadamente un 47%) entre el momento de la deposición y el

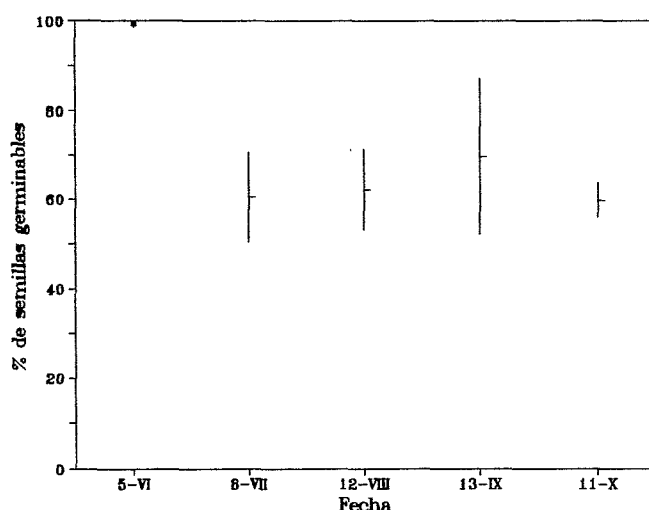


Figura 5.4. Densidad de semillas de las boñigas (media \pm error típico) en las sucesivas fechas de toma de muestras expresada en forma de porcentaje respecto de la densidad encontrada en cada boñiga en la recolección de junio (100%, señalado con un asterisco). En todos los casos $n=6$, excepto en la recolección de octubre ($n=20$).

otoño, cuando se produce la germinación en el campo (test de Wilcoxon, $Z=-3,724$; $p=0,000$). Asociada a esta disminución de la densidad de semillas tiene lugar una también significativa, aunque menor (28%), del número de especies por muestra, que pasa de $13,1 \pm 5,0$ (media \pm desviación típica) a $9,4 \pm 3,3$ ($Z=-3,317$; $p=0,000$).

El mantenimiento de las semillas es algo mayor en las boñigas con una menor densidad de ellas, si bien no existe una correlación significativa entre la densidad inicial de semillas y el porcentaje de esta densidad encontrado en las muestras del otoño ($r=-0,393$; $n=20$, $p>0,05$).

Del seguimiento mensual del contenido de semillas de las boñigas (Figura 5.4) se desprende que la disminución de la densidad de semillas en los excrementos tiene lugar en su mayor parte durante el primer mes tras la deposición. Así, el porcentaje de semillas supervivientes hasta el inicio del otoño en cada muestra (59,7%) es poco inferior al encontrado en los tres meses anteriores (entre 60,6% y 69,7%).

4. Discusión

Los resultados de los dos experimentos recién expuestos muestran que la deposición de semillas con los excrementos de los herbívoros tiene importantes consecuencias en la composición final de los bancos de semillas en el momento de la regeneración de la cubierta vegetal, en otoño. Además, los resultados presentan interesantes evidencias del efecto espacial de la endozoocoria, y de su importancia en el mantenimiento de comunidades vegetales tolerantes al pastoreo.

Los resultados obtenidos de las muestras de boñigas de vaca, sin embargo, indican que un alto porcentaje de las semillas presentes en los excrementos frescos de vaca (aprox. el 40%) no llega hasta el otoño. A este respecto, hemos comprobado que la mayor parte de las pérdidas de semillas en los excrementos tiene lugar en el primer mes tras la deposición y que la pérdida parece ser mayor en los excrementos con mayor número de semillas.

La mayor parte de estas pérdidas deben estar motivadas por la actividad microbiana en las boñigas y por una germinación precipitada de parte de las semillas. El mantenimiento de cierto grado de humedad en el interior de las boñigas tras la desecación de la costra externa propiciaría ambos hechos (Janzen *et al.* 1985, Murwira *et al.* 1990). Una fracción de las semillas defecadas puede haber sufrido una escarificación parcial de sus cubiertas (Janzen 1982a, van der Pijl 1982, Miller 1993) que las lleve a una rápida germinación con la propia humedad remanente en el excremento. Estas germinaciones perecerían poco después por la desecación estival de las boñigas o por la acción de los organismos que se desarrollan en ellas (Janzen *et al.* 1985). Las boñigas son potentes fermentadores por la intensa actividad microbiana que tiene lugar en ellas mientras se mantiene cierto grado de humedad (Murwira *et al.* 1990, Yokohama *et al.* 1991), y es un hecho conocido que los microorganismos del suelo pueden degradar importantes cantidades de semillas del reservorio del suelo si se mantienen la temperatura y humedad altas (Bewley y Black 1982, Kremer 1993). En Francia, se ha comprobado que las boñigas de vaca de un grosor normal pierden más del 50% de su humedad en menos de 6 semanas (datos de Lumaret *et al.* 1975 presentados en Lobo y Veiga 1990), con lo que la actividad microbiana en ellas debe disminuir drásticamente a partir de ese momento (Murwira *et al.* 1990). Bajo

las condiciones de alta insolación estival del área de estudio este período debe ser aún más corto (Galante *et al.* 1991), lo que explicaría la máxima pérdida de semillas se restrinja al primer mes.

Otra observación nos indica que la actividad microbiana debe ser, entre las dos posibilidades expuestas, la principal responsable de la pérdida de semillas. Sólo hemos constatado la germinación de semillas en el excremento de vaca mientras éste se encontraba fresco en una ocasión. Este hecho tuvo lugar con semillas de trigo en una masa de excremento de un volumen (30x25x10 cm.) muy superior al de las deposiciones vacunas. Este excremento se encontraba almacenado en el interior de un cubo de plástico tapado en el que la desecación tuvo lugar muy lentamente, y la ausencia de cubiertas impermeables en el caso del trigo favoreció sin duda esta germinación. En el cubo de excremento, se produjo un proceso de fermentación que eliminó la práctica totalidad de las semillas contenidas en el mismo, reduciéndola a $1,10 \pm 0,99$ semillas por muestra de 3 g. ($n=10$) pese a que los excrementos de estas fechas contenían cantidades de semillas muy superiores (entre $12,8 \pm 6,76$ y $3,88 \pm 2,90$ semillas por muestra, Figura 3.2). En este sentido, la pérdida de viabilidad de las semillas por fermentación se tiene muy en cuenta en la elaboración del *compost* a partir de las camas del ganado, sabiéndose que una fermentación inadecuada lleva a la proliferación en las huertas de malas hierbas cuyas semillas se encontraban en la materia utilizada para preparar el abono (Gómez 1984).

La predación de semillas por animales seminívoros debe jugar un papel secundario ya que la estructura original de los excrementos se mantiene. Por contra, otra porción de las semillas presentes en el excremento debe perder su viabilidad a lo largo del verano como consecuencia de las altas temperaturas que alcanzan el suelo y las boñigas bajo la intensa radiación del sol (Harper 1977, Galante *et al.* 1991, Kremer 1993).

Por último, pese a la constatada pérdida de semillas germinables en los excrementos de vaca en condiciones naturales frente al secado y la conservación de las muestras en el laboratorio, hemos de mantener la valía de las conclusiones alcanzadas en el capítulo anterior por dos motivos: (a) la pérdida de la viabilidad afecta sólo a una parte de las semillas, y (b) las semillas contenidas en los excrementos del resto de los animales deben sufrir en menor medida la acción de los microorganismos por su menor volumen y capacidad de retención de humedad.

En relación con el primer punto, recordemos que los datos de deposición de semillas a la escala de las deyecciones eran en general suficientemente elevados como para que la pérdida de algo menos del 50% de las semillas no invalide su importancia en la regeneración de la comunidad vegetal en los lugares ocupados por los excrementos. Además, las boñigas de vaca cumplían esta premisa de exceso de semillas de una forma mucho más amplia que los excrementos de los otros animales (con la excepción quizás del ciervo con las jaras), y las deyecciones de estos animales deben sufrir una pérdida de semillas mucho menor o incluso despreciable por la baja actividad biológica en ellas fruto de su rápida desecación (Murwira *et al.* 1990, Lumaret *et al.* 1992). Por todo ello, el efecto puntual de las deposiciones sobre el banco de semillas debe mantenerse en su mayor parte, y a efectos reales únicamente tendrá lugar una disminución de los valores presentados en las Figuras 4.12 y 4.13, que puede restringir parcialmente la efectividad de la dispersión de semillas en los excrementos de mayor volumen.

El experimento del efecto de los excrementos de conejo sobre la generación de bancos de semillas en pequeñas perturbaciones muestra cómo los herbívoros pueden afectar a la dinámica de la vegetación a través de la deposición de semillas con sus excrementos. Exista o no una pérdida de semillas viables en los excrementos de conejo a lo largo del verano, se ha comprobado que las semillas dispersadas endozoócoramente son de gran importancia en la creación de los bancos de semillas de pequeñas perturbaciones, y que por ello pueden jugar un papel relevante en la regeneración del pastizal en el área afectada.

Las muestras en que se retiraron los excrementos poseían al inicio del otoño poco más de la mitad de semillas germinables y una riqueza inferior en más de un 40% a la hallada en las parcelas de control, con excrementos. Por tanto, en las perturbaciones estudiadas el porcentaje de semillas incluídas en los excrementos se acerca al 50%, mostrando claramente la importancia relativa de esta forma de dispersión en los mismos. Este dato ilustra también lo comentado en el anteriormente acerca de la importancia puntual que pueden tener los excrementos, y de las islas de vegetación a las que pueden dar lugar. Así, frente a menos del 5% de las semillas depositadas por metro cuadrado "medio" de Viñuelas, vemos que en algunos casos este valor puede ser muy superior.

Aunque la relación entre el banco de semillas y la vegetación del año siguiente depende de complejos factores (Rice 1989, Milberg 1993), no es arriesgado suponer que las semillas dispersadas con los excrementos prosperen en

las perturbaciones. La germinación de semillas sobre los excrementos en que se dispersan ha sido constatada repetidas veces para diferentes herbívoros (p.e. referencias en Janzen 1984, Welch 1985, Dinerstein 1991), y el reducido tamaño de los excrementos de conejo facilita tanto su integración en el suelo como el enraizamiento de las germinaciones en el mismo. Por todo ello, las semillas dispersadas endozoócoramente se hallan sometidas a condiciones bastante similares a las que encuentran las semillas libres en el suelo.

Se ha comprobado que la dispersión endozoócora actúa selectivamente entre las especies vegetales, dependiendo su resultado sobre cada una del comportamiento alimenticio del herbívoro y de la posterior supervivencia de las semillas a la masticación y digestión (Staniforth y Cavers 1977, Janzen 1984, Russi *et al.* 1992a, Gardener *et al.* 1993a y b). En el presente estudio se ha constatado la ventaja obtenida por la dispersión de sus semillas en los excrementos por unas pocas especies (apenas 5 de 83) en la colonización de perturbaciones, al menos en cuanto a la presencia de semillas dispuestas a germinar en ellas. Entre las especies favorecidas por la dispersión en los excrementos del conejo está *Andryala integrifolia*, especie que vimos en el Capítulo 3 se encuentra entre las preferentemente no dispersadas en los excrementos de este animal (Tabla 3.14). Ambos resultados no son contradictorios, y nos muestran cómo la ventaja que obtengan las especies depende de complejos factores. Así, *Andryala integrifolia* es poco dispersada en los excrementos pese a su abundancia en el pastizal, pero parece ser capaz de aprovechar esta dispersión infrecuente para ganar el acceso a lugares como nuestras perturbaciones que por otros medios no colonizaría tan deprisa.

La naturaleza agrupada de la dispersión de semillas impide la comprobación de esta ventaja para más especies, pero se demuestra que las semillas del conjunto de especies dispersadas por los conejos son significativamente más abundantes en las perturbaciones en que no se retiraron los excrementos de conejo. Una vez más, se comprueba que la mayoría de las especies más favorecidas, o taxones próximos, son mencionadas repetidamente entre las dispersadas por otros herbívoros, por lo que su extensión en los pastizales puede estar relacionada con la endozoocoria (Ridley 1930, Welch 1985, Jones *et al.* 1991, capítulo 3).

Sin embargo, en este estudio se ha observado una baja especificidad en la endozoocoria por conejos, careciendo las muestras con excrementos de

características distintivas. Los resultados del *MDS* indican que la composición de los bancos de semillas generados en las perturbaciones están profundamente influida por el gradiente de ladera, asociándose a él la mayor fuente de variación de los bancos de semillas en las perturbaciones experimentales. Este resultado es fruto de la organización del pastizal en función del gradiente de ladera (Pineda *et al.* 1981; Montalvo *et al.* 1993) y de la estrecha relación observada de los bancos de semillas de las perturbaciones con la vegetación circundante. Una capacidad dispersiva reducida de las especies pratenses ha sido observada en otros estudios (p.e. Milberg 1993), y se considera uno de los orígenes de la diversidad espacial encontrada en estas comunidades vegetales (Denslow 1985, Peart 1989a).

La pequeña selectividad del conejo como dispersante lleva a que las muestras con excrementos no formen un grupo diferenciable del resto, pese a sus superiores riqueza y número de semillas. En realidad, parece que las semillas llegadas con los excrementos facilitan la evolución hacia comunidades como las circundantes mediante la diseminación poco selectiva de semillas. Una vez más debemos tener en cuenta que el sistema de explotación del área se ha mantenido con pocos cambios en los últimos siglos (Pineda *et al.* 1981, de Miguel 1988), por lo que este resultado puede explicarse por una estrecha dependencia del pastoreo de la vegetación que encontramos actualmente en el Castillo de Viñuelas. El favorecimiento por la endozoocoria de características similares a las promovidas por el conjunto de procesos asociados al pastoreo (Crawley 1983, Janzen 1984) hace que en la actualidad observemos un proceso en cierto modo redundante (*feed-back* positivo) que refuerza y estabiliza el mantenimiento de la situación presente (Wilson y Agnew 1992).

Lo que sí hemos comprobado es que la endozoocoria ejerce una acción uniformizadora sobre la comunidad vegetal. Esta homogeneización se refleja en el aumento significativo de la similitud del banco de semillas de las parcelas debido al aporte de semillas en los excrementos, que lleva a que las diferencias entre zonas altas, medias y bajas se suavicen. Los datos de producción de semillas y de similitud producción-bancos de semillas parecen apoyar también esta observación, ya que las especies endozoócoras se distribuyen por las laderas de forma más homogénea que las no endozoócoras, y los bancos de semillas de las perturbaciones con excrementos son algo más similares a la vegetación que los de las perturbaciones sin excrementos. Así, la endozoocoria parece actuar facilitando la persistencia de las especies endozoócoras a lo largo de toda la ladera gracias a

la resiembra constante de sus semillas. El resto de las especies, por contra, estaría más limitado en su distribución espacial por las condiciones ambientales a lo largo de la ladera y por la dispersión a corta distancia de sus semillas. La falta de correlación entre la producción de semillas por estas especies y el número de germinaciones en los bancos de semillas es de más difícil interpretación, pudiendo deberse a procesos dependientes de la densidad tales como la predación de semillas en la propia planta (Milton y Dean 1993), o a un efecto secundario de su menor abundancia en el pastizal estudiado.

Los resultados sugieren que los conejos se comportan como dispersantes con una clara direccionalidad, favoreciendo la diseminación de semillas contenidas en los excrementos hacia los espacios del pastizal desprovistos de vegetación. Pese a que en ninguna perturbación experimental se observaron elevadas densidades de excrementos, la aportación de unas 50 semillas/muestra (equivalente a 5.000 semillas/m²) indica que las perturbaciones recibieron más excrementos que la media del pastizal. Vimos en el capítulo anterior que durante un año los pastizales de dehesa similares a los de la Majada de las Vacas reciben una media de unas 70 semillas por metro cuadrado incluídas en excrementos de conejo, menos de 1/70 que lo encontrado en este experimento. Aún teniendo en cuenta que la producción de semillas del año 1990 fuese más alta que la de 1991-92 (utilizada en el cálculo de la deposición anual), y que quizás la población de conejos fuese más numerosa en 1990, los datos indican que las perturbaciones recibieron, por lo menos, diez veces más excrementos que el resto del pastizal.

La direccionalidad espacial de la dispersión por los conejos puede tener un elevado valor para las semillas si les facilita el acceso a perturbaciones en que crecer y reproducirse. Los huecos generados en el pastizal son generalmente considerados *safe sites*, lugares especialmente propicios para el establecimiento de nuevas plántulas, y por ello destino ideal para las semillas (Janzen 1984, Denslow 1985). En las comunidades dominadas por especies perennes son con frecuencia los únicos puntos en que se pueden asentar nuevas plantas (Andersen 1989, Peart 1989b, Milberg 1993), y se consideran también ventajosos para las semillas en los pastizales dominados por terófitos (Tilman 1988). En pastos oligotrofos como el estudiado, la riqueza en nutrientes del suelo removido puede añadir un valor extra para las semillas dispersadas a las perturbaciones, en especial si se produce una acumulación excrementos como la que sugiere nuestro experimento.

De esta forma, la dispersión endozoócora toma relevancia en la diversificación espacial del pastizal, y en la generación de comunidades tolerantes del pastoreo. Por una parte, al favorecer la colonización de las perturbaciones a ciertas especies confiere al pastizal una diversidad espacial a pequeña escala basada en la preponderancia de las especies dispersadas en los excrementos en estos puntos. Dicha diversificación espacial conduce a una homogenización a nivel del conjunto de la comunidad por la sucesión de ciclos de generación y colonización de perturbaciones que progresivamente van afectando a toda la superficie del pastizal (Denslow 1985, Caswell y Cohen 1991b). La resiembra continua llevada a cabo con los excrementos, no únicamente en las perturbaciones, actuaría también de la misma forma favoreciendo la extensión de las especies diseminadas en los excrementos. De este modo la endozoocoria se convierte en un mecanismo de evolución de las comunidades herbáceas hacia estados tolerantes del pastoreo, y en una fuerza estabilizadora de las mismas una vez alcanzado un estado de equilibrio.

Los argumentos recién expuestos para el efecto de los excrementos de conejo sobre el banco de semillas de las perturbaciones son extensibles también al efecto que tendrán otros tipos de excrementos en los puntos en que se depositen. Así, pese a las pérdidas de semillas viables entre el momento de la deposición y la germinación, los excrementos generan puntualmente acumulaciones de semillas que favorecen a ciertas especies vegetales sobre otras. Estas agrupaciones de semillas tendrán sobre el banco de semillas del suelo los efectos de diversificación espacial a pequeña escala y homogeneización a escalas superiores que se han comprobado en este capítulo. Además, ya hemos comentado que los propios excrementos pueden considerarse perturbaciones a los efectos de la instalación de nuevas plantas en ellos, por lo que la extensión a los otros casos es prácticamente directa.

5. Conclusiones

Los resultados muestran que las semillas depositadas con los excrementos de los herbívoros tienen importantes efectos sobre los bancos de semillas presentes en el otoño en el lugar de la deposición. Los excrementos dan lugar así a anomalías

puntuales en el banco de semillas del suelo en las que tanto el número como el tipo de semillas presentes se diferencian de las áreas aledañas libres de excrementos.

Se ha comprobado que una porción de las semillas defecadas pierden su viabilidad antes de la llegada de las lluvias otoñales. Este hecho, atribuido a la fermentación por microorganismos, llega a afectar a un 40% de las semillas presentes en las boñigas frescas de vaca. No obstante, es lógico suponer que en los excrementos de otros herbívoros de menor tamaño la degradación microbiana de las semillas tenga una importancia mucho menor, y pese a esta pérdida los herbívoros siguen generando con sus excrementos importantes anomalías en el banco de semillas.

Así, los excrementos de conejo fueron responsables de la llegada de casi la mitad de las semillas presentes en otoño en pequeñas perturbaciones experimentales, mostrando que la endozoocoria por conejos tiene un componente direccional que favorece la diseminación de semillas hasta los huecos del pastizal. En estos huecos las semillas dispersadas pueden, teóricamente, disfrutar de la ventaja competitiva que representa la disminución de competidores y los altos niveles de nutrientes presentes en el suelo perturbado. De esta forma, la endozoocoria favorece la diversificación espacial a pequeña escala de la comunidad vegetal, tal y como adelantamos en el capítulo anterior.

Las semillas dispersadas por el conejo produjeron un favorecimiento de las especies dispersadas en sus excrementos en las perturbaciones, al menos en lo referente al número de semillas y especies presentes en los bancos de semillas. Como consecuencia de este favorecimiento de ciertas especies, hemos comprobado que la endozoocoria da lugar a una homogeneización de la comunidad estudiada a una escala paisajística, contraponiéndose a la generación de gradientes de ladera por procesos asociados a la geomorfología.

Aunque este resultado se ha obtenido en los bancos de semillas, la vegetación adulta muestreada parece responder también a la homogeneización producida por la endozoocoria. En todo caso, los resultados de este capítulo se circunscriben a bancos de semillas, por lo que su valía no deja de ser limitada. Por ello, en capítulos próximos analizaremos el efecto de las semillas dispersadas sobre las comunidades vegetales, rellenando el hueco existente entre semillas disponibles en otoño y vegetación en la primavera siguiente.

Capítulo 6.

El efecto de las semillas contenidas en los excrementos sobre las comunidades vegetales

1. Justificación

Hasta este momento hemos comprobado los importantes efectos que puede tener la diseminación de semillas en los excrementos para los bancos de semillas, pero nos falta cubrir el hueco existente entre las semillas presentes en suelo en el otoño y la vegetación que crece en él para tener una visión más afinada del efecto de la endozoocoria.

Por ello, el objetivo de este capítulo es conocer la influencia que ejercen las semillas depositadas con los excrementos de los herbívoros en las comunidades vegetales. El capítulo se organiza en torno a dos series de experimentos independientes, una destinada a comprobar la efectividad de las semillas diseminadas en los excrementos a la hora de producir la ecesis (implantación efectiva) de especies en áreas en que se encontraban ausentes; y otra que trata de desvelar la importancia de las semillas diseminadas en el excremento de vaca en la reconstitución de la vegetación en las perturbaciones generadas por las boñigas de vaca.

2. Dispersión endozoócora por el gamo e introducción de especies con los excrementos

2.1. Material y métodos

El 3 de febrero y el 31 de marzo de 1992 se recolectaron excrementos frescos de gamo en la finca Castillo de Viñuelas, correspondientes a las fechas en que los excrementos de gamo contienen densidades de semillas extremas (Capítulo 3, Anexo I).

Las muestras de excremento se secaron a temperatura ambiente y se almacenaron hasta el otoño, momento en que de cada uno de los tipos de excrementos se extrajeron: (a) un lote de 10 submuestras de 3 g. para la cuantificación de las semillas contenidas en el excremento, y (b) dos de 200 g. para su utilización en las pruebas de campo.

La cuantificación de las semillas contenidas en los excrementos se realizó por medio de la germinación en invernadero de forma similar a la llevada a cabo con todas las muestras de excrementos. Las muestras se cultivaron en el invernadero durante los períodos octubre-julio de 1992-93 y 1993-94.

Las muestras de excremento destinadas al experimento de campo fueron sometidas a dos niveles de disgregación para facilitar su integración en el pasto: un aplastamiento de los excrementos, sin que éstos perdiesen su estructura original, y un triturado seguido del tamizado a través de un cedazo de 4 mm. de luz. Estos tratamientos se utilizaron por haberse comprobado, tal y como se discutió en el Capítulo 4, que los excrementos no siempre se disgregan en el campo, y que con frecuencia mantienen parte de la estructura original durante bastante tiempo.

El experimento de campo se realizó en las proximidades de la U.A.M. sobre una superficie de 1x2,5 m. de pastizal, que se subdividió en 5 parcelas de 1x0,5 m. sometidas, al azar, a los siguientes tratamientos: control (a), abonado con excrementos de invierno aplastados (b) y triturados (c); y abonado con excrementos de primavera aplastados (d) y triturados (e). En todos los tratamientos con excremento se extendió el mismo homogéneamente sobre la superficie durante el primer período de lluvias otoñales intensas de 1992 (16 de octubre) con el fin de que quedase bien fijado al suelo. Una vez extendida, la densidad de excremento

en el pasto era similar a la que se genera tras una pequeña disgregación de las deposiciones en los lugares en que defecan los gamos.

El pastizal seleccionado es característico de las áreas del interior peninsular en que la utilización ganadera ha sido prácticamente abandonada (González Bernáldez y Peco 1991, Peco *et al.* 1993), y se encuentra formado básicamente por un tapiz más o menos continuo de *Poa bulbosa* (frecuencia 0,95 en 80 muestras de 10x10 cm.) sobre el que se desarrollan macollas de *Dactylis glomerata* (frecuencia 0,84) y un elevado número de terófitos entre los que destacan *Trifolium cherleri* (0,95), *Logfia gallica* (0,74), *Leontodon taraxacoides* (0,55), *Vulpia ciliata* (0,34) y *Plantago loeflingii* (0,34). Se eligió este tipo de pastizal por la necesidad de realizar el experimento sobre un pastizal lo más parecido posible a los estudiados en el Castillo de Viñuelas, sometido a los mismos condicionantes abióticos que ellos, y en el que estuviesen ausentes la mayoría de las especies que se podía esperar contuviesen los excrementos utilizados en el abonado. La utilización de un pastizal dejado de pastorear ha servido además para comprobar el efecto de un proceso que debió ser activo en el mismo lugar hasta el cese de la explotación, y que volvería a ponerse en marcha con una recuperación del uso ganadero.

Los muestreos, de presencia-ausencia, se llevaron a cabo durante la primavera de 1993 y 1994 sobre 8 cuadrados de 10x10 cm. repartidos al azar en los 30x80 cm. centrales de la parcela de cada tratamiento. Ambos niveles de disgregación produjeron efectos similares sobre el pasto, por lo que se tratan de forma conjunta los resultados de los abonados con excrementos aplastados y triturados.

Los análisis se han realizado sobre la frecuencia de aparición de las especies en los muestreos de cada tratamiento. Debido al carácter frecuencial de las variables y al pequeño tamaño muestral, se utilizan en todos los casos análisis de tipo no paramétrico (Sokal y Rohlf 1979). Los datos presentados en texto y tablas son en todos los casos media \pm desviación típica de la variable comentada.

Tabla 6.1. Contenido de semillas por muestra de 3 g. de los excrementos de invierno y primavera utilizados para el experimento de campo (n=20), y test de comparación.

	Invierno	Primavera	U	p
Nº de Especies	1,3 ± 1,0	4,9 ± 1,6	1,00	0,000
Nº de Germinaciones	2,0 ± 2,1	17,8 ± 6,6	0,50	0,000

2.2. Resultados

Los excrementos de ambas fechas poseían semillas en estado viable, aunque su densidad en los de primavera era significativamente superior (Tabla 6.1). En los excrementos de invierno destacan por su abundancia *Sisymbrium runcinatum* y *Biserrula pelecinus*, mientras las especies más dispersadas con los de primavera son *Poa annua*, *Stellaria media* y *Biserrula pelecinus* (Tabla 6.2).

Del total de 7 especies presentes en los excrementos de invierno únicamente 3 aparecieron en algún muestreo de pastizal. Las no detectadas son la nitrófila *Sisymbrium runcinatum* y especies higrófilas de los géneros *Carex*, *Juncus* y *Veronica*. En el caso de las especies contenidas en los excrementos de primavera (12 especies), únicamente 5 aparecieron en los muestreos de campo. El grupo de las no aparecidas en los muestreos es más heterogéneo que en el caso anterior, incluyendo también especies higrófilas y otras típicas de pastos nitrificados como *Sisymbrium runcinatum*, *Stellaria media* y *Cardamine hirsuta*. En ambos casos la introducción de una especie no se encuentra directamente asociada a la densidad de sus semillas en el excremento (Tabla 6.2).

En los muestreos de pastizal abonado con excrementos de invierno se ha constatado la ecesis de 3 especies presentes en el excremento utilizado (Tabla 6.2). En el caso de los excrementos de primavera, el abonado es también responsable de la implantación de 3 especies, entre las que *Biserrula pelecinus* es común al caso anterior.

La frecuencia de las especies dispersadas endozoócoramente es superior en los muestreos del pastizal en que se aplicó el abonado que en la parcela control, en la que también aparecen algunas especies dispersadas por el gamo (Tablas 6.2, 6.3 y 6.4). Sin embargo, estas diferencias únicamente son significativas en 1994 en el abonado con excrementos de primavera debido al pequeño número de especies involucradas. Por contra, las especies no dispersadas con los excrementos,

Tabla 6.2. Contenido de semillas germinables por muestra de 3 g. de los excrementos utilizados en el experimento de campo (n=10 de cada tipo) y frecuencia de las citadas especies en los muestreos de pastizal de los años 1993 y 1994. Con., parcelas control (n=8); A.In., parcelas abonadas con excrementos de invierno (n=16); A.Pr., parcelas abonadas con excrementos de primavera (n=16). Las frecuencias seguidas de un símbolo son estadísticamente superiores a las de las parcelas control en el test exacto de Fisher (" , $p < 0,01$; " , $p < 0,05$; + , $p < 0,1$). Para simplificar la interpretación se presentan los valores de frecuencia en los muestreos únicamente en las especies encontradas en algún muestreo, sustituyéndose por guiones los ceros correspondientes a casillas que podrían dar lugar a comparaciones por tratarse de especies dispersadas en los excrementos.

	Excrementos		Muestreo 1993			Muestreo 1994		
	Invierno	Primavera	Con.	A.In.	A.Pr.	Con.	A.In.	A.Pr.
<i>Aphanes microcarpa</i>		0,4±0,5	-		-	-		-
<i>Biserrula pelecinus</i>	0,5±0,3	2,0±1,1	0,0	0,06	0,0	0,0	0,19	0,50"
<i>Carlina corymbosa</i>		0,1±0,3	-		-	-		-
<i>Carex</i> sp.	0,1±0,3		-	-		-	-	
<i>Cerastium semidecandrum</i>		0,5±0,9	0,0		0,0	0,0		0,75"
<i>Juncus bufonius</i>		0,1±0,3	-		-	-		-
<i>Juncus inflexus</i>	0,1±0,3	0,1±0,3	-	-	-	-	-	-
<i>Lolium rigidum</i>	0,1±0,3		0,0	0,06		0,0	0,0	-
<i>Medicago minima</i>		0,1±0,3	-		-	-		-
<i>Poa annua</i>		9,9±4,3	0,0		0,0	0,0		0,38+
<i>Sagina apetala</i>		0,1±0,3	0,0		0,0	0,25		0,38
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	0,9±0,9	0,5±0,5	-	-	-	-	-	-
<i>Stellaria media</i>		4,1±2,6	-		-	-		-
<i>Trifolium tomentosum</i>	0,1±0,3		0,0	0,0		0,0	0,06	
<i>Veronica anagalloides</i>	0,1±0,3		-	-		-	-	
<i>Vulpia ciliata</i>		0,2±0,4	0,12		0,38	0,12		0,19

Tabla 6.3. Frecuencia en los muestreos de 1993 y 1994 del pasto control (n=8) y las áreas abonadas (n=16) de las especies dispersadas y no dispersadas a través de los excrementos de gamo recogidos en invierno y utilizados para el abonado, y test de comparación entre ambas.

	Especies presentes en los excrementos (n=4)			
	Control	Abonado	U	p
1993	0,00 ± 0,00	0,25 ± 0,46	12,0	0,294
1994	0,00 ± 0,00	0,50 ± 0,76	10,0	0,180
	Especies no presentes en los excrementos (n=45)			
	Control	Abonado	U	p
1993	1,44 ± 2,06	1,62 ± 2,24	2.065,0	0,841
1994	2,04 ± 2,58	1,90 ± 2,50	1.988,0	0,856

Tabla 6.4. Frecuencia en los muestreos de 1993 y 1994 del pasto control (n=8) y las áreas abonadas (n=16) de las especies dispersadas y no dispersadas a través de los excrementos de gamo recogidos en primavera y utilizados para el abonado, y test de comparación entre ambas.

Especies presentes en los excrementos (n=5)				
	Control	Abonado	U	p
1993	0,20 ± 0,45	0,60 ± 1,35	24,0	0,861
1994	1,00 ± 1,73	3,50 ± 2,22	8,5	0,040
Especies no presentes en los excrementos (n=44)				
	Control	Abonado	U	p
1993	1,46 ± 2,08	1,64 ± 2,34	1,955,0	0,921
1994	1,98 ± 2,60	1,58 ± 2,44	1.766,0	0,374

siendo muchas más, muestran frecuencias no diferenciadas significativamente entre los dos tratamientos (Tablas 6.3 y 6.4). A nivel específico, las diferencias de frecuencia entre parcelas abonadas y no abonadas únicamente son significativas en el caso de *Cerastium semidecandrum* y *Biserrula pelecinus* en el segundo año (Tabla 6.2).

3. Contribución de las semillas dispersadas en las boñigas de vaca a su recubrimiento vegetal

3.1 Métodos

3.1.1 Colonización de las boñigas bajo condiciones controladas

A fin de determinar: (a) la capacidad de las semillas incluídas en los excrementos para germinar y dar lugar a plantas adultas, y (b) el origen de las plantas crecidas sobre las boñigas, ya sean semillas incluídas en el excremento o semillas cubiertas por él, se realizó una doble prueba bajo condiciones controladas. El primer punto se estudió cultivando macetas de excremento de vaca depositado sobre arena libre de semillas, y el segundo reemplazando la arena libre de semillas por tepes de pastizal.

En junio de 1991 se recolectó excremento fresco procedente de cuatro boñigas de vaca recién depositadas, a las que denominaremos a partir de ahora A, B, C y D. De cada boñiga, se tomaron tres submuestras de aproximadamente 700 cm³ que fueron extendidas en macetas de cultivo formando una capa de unos 3,5 cm. sobre (a) arena libre de semillas, y tepes de pastizal de edades sucesionales diferentes: joven (b) y maduro (c). Las macetas, de 15x13 cm. y 15 cm. de profundidad, se habían llenado anteriormente con arena libre de semillas o con un tepe de pastizal extraído mediante una sonda cuadrangular que evitó la pérdida de la estructura original del suelo. El pastizal sucesionalmente joven del que se sacaron los tepes había sido roturado ese mismo año y estaba dominado por especies anuales, principalmente *Spergularia purpurea* y *Erodium cicutarium*. El pastizal maduro, por contra, estaba formado por un tapiz prácticamente continuo de la perenne *Poa bulbosa*, a la que acompañaban diversas especies anuales con baja frecuencia (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963, Pineda *et al.* 1981). A cada boñiga se le extrajo una cuarta submuestra, de menor tamaño, para el análisis de su contenido de semillas.

Las macetas se colocaron en una azotea para dejarlas bajo condiciones ambientales similares a las del campo. La altura y situación de la azotea entre edificios hace que la llegada de semillas de origen externo a las macetas pueda considerarse prácticamente nula. La disposición de las macetas aseguró la homogeneidad de las condiciones de cultivo de las muestras, para lo que también se intercambiaron regularmente sus posiciones. A fin de evitar la completa desecación de las macetas durante el extremadamente seco invierno de 1991-1992, se regaron semanalmente con el equivalente a 5 l/m² durante los períodos sin lluvia que se prolongasen más de 15 días. En total se aplicaron 5 riegos. Al final de la primavera, la vegetación crecida en las macetas fué muestreada de forma cualitativa (presencia/ausencia) en sus 10x10 cm. interiores.

El contenido de semillas de los excrementos A, B, C y D se cuantificó en una muestra de 3 g. de cada uno cultivada en el invernadero siguiendo el método descrito con anterioridad (Capítulo 2). El cultivo de estas muestras se extendió a tres ciclos vegetativos octubre-julio (1991-92, 1992-93 y 1993-94). La ausencia de semillas en la arcosa utilizada en las macetas se comprobó mediante el cultivo en el invernadero de 10 muestras de 30 g. cada una.

3.1.2. Seguimiento de la colonización de las boñigas en el campo

En junio de 1990, coincidiendo con el momento de máxima fructificación en el pastizal y máxima densidad de semillas en los excrementos de vaca, se marcaron 50 boñigas de vaca recién depositadas. Las boñigas se seleccionaron mediante recorridos al azar en un área de aproximadamente 100x100 m. y se marcaron mediante tarjetas de plástico clavadas a ras de suelo. A la vez que se marcaron, se midió su grosor medio con una precisión de 0,5 cm.

En las primaveras de los cuatro años posteriores se realizó un muestreo cualitativo de presencia/ausencia de las especies vegetales crecidas sobre las boñigas de vaca y el pasto en que se encontraban. Los muestreos se realizaron en un cuadrado de 10x10 cm. en el centro de cada boñiga, y en otro de pastizal situado a 75 cm. en dirección Este, que hace las veces de muestra control. Además de apuntarse las especies crecidas en los puntos de muestreo, se anotó la cobertura de *Poa bulbosa* y la cantidad de suelo libre de plantas según una escala semicuantitativa de cuatro clases (0, ausente; 1, <10%; 2, 10-50%; 3, >50%). Debido al desarrollo primaveral del pastizal y a incidentes diversos (pisoteo de vacas, paso de maquinaria, pérdida de marcas...), el número de boñigas muestreadas los sucesivos años fué de 39, 38, 36 y 12. De las 50 boñigas iniciales únicamente 8 fueron muestreadas todos los años, y en varias ocasiones boñigas no muestreadas un año sí lo fueron en el siguiente.

En marzo de 1991, antes del inicio de la floración del pastizal, se marcaron 34 boñigas siguiendo el mismo protocolo expuesto anteriormente. De esta forma se quiso comprobar las diferencias existentes entre la colonización de las boñigas de primavera, cargadas de semillas, y las de invierno desprovistas de ellas. El muestreo de las boñigas (n=30) se llevó a cabo de la misma forma que en el caso anterior en la primavera de 1992, cuando se cumplía el primer ciclo vegetativo completo desde su deposición. El control de estas boñigas no se continuó durante más años dado que se comprobó su nula colonización vegetal, que era sustituida por una desintegración mecánica fruto de la climatología y el pisoteo de los animales. Con frecuencia las boñigas de este grupo fueron encontradas más o menos fragmentadas y desplazadas del lugar original de su deposición.

3.1.3. Contenido de semillas de los excrementos

Se han utilizado los datos de contenido de semillas en los excrementos de vaca del 9 de marzo y 1 de junio de 1990 (Capítulo 3) como controles del contenido de semillas inviernal y primaveral. De la misma forma que en el capítulo anterior, a este conjunto de especies las denominaremos "especies endozoócoras" por simplicidad de exposición. Como ya comentamos en su momento, la utilización de este término deberá entenderse restringida al análisis de los datos del capítulo, ya que hemos constatado la dispersión por otros herbívoros o en otras fechas de una parte de las especies que denominaremos "no endozoócoras".

3.1.4 Análisis de datos

Debido a la falta de normalidad de parte de los datos de número de especies por inventario, y a la naturaleza de las de cobertura de *Poa bulbosa*, suelo desnudo y porcentaje de especies endozoócoras por inventario, se han utilizado procedimientos no paramétricos en la práctica totalidad de los análisis. La única excepción hecha lo ha sido con el análisis de la influencia de la cobertura de *Poa bulbosa* sobre la riqueza en especies de las muestras de pastizal, que tras comprobar la normalidad de los datos de número de especies en los muestreos del pastizal se ha realizado mediante un ANOVA (Damon y Harvey 1987). De esta forma se han podido aislar los factores año y cobertura de *Poa bulbosa*, evitando la utilización de análisis bifactoriales por rangos, cuya idoneidad se ha puesto en entredicho (Seaman *et al.* 1994)

La variable "porcentaje de especies endozoócoras" se define como

$$P.E.E. = 100 * \text{Número de especies endozoócoras en el inventario} / \text{número total de especies en el inventario}$$

y pretende mostrar la mayor o menor dominancia en la comunidad vegetal de las especies dispersadas en los excrementos.

Tabla 6.5. Resultados del experimento de colonización del excremento de vaca en condiciones controladas. En las dos primeras columnas se presentan el número de germinaciones (media \pm desviación típica) arrancadas de las muestras del invernadero y las muestras (A, B, C y/o D) en que estaban presentes las especies. En las tres columnas siguientes se indican las macetas en que creció cada especie siguiendo la misma simbología.

Especies	Muestras de invernadero		Inventarios macetas		
	Germinaciones	Muestras	Arcosa	Pasto joven	Pasto maduro
<i>Arenaria leptoclados</i>	5,8 \pm 2,1	A B C D		C	
<i>Aphanes microcarpa</i>	1,8 \pm 3,5	A			
<i>Bromus hordeaceus</i>	0,8 \pm 1,0	A B	A B D		D
<i>Biserrula pelecinus</i>	0,5 \pm 0,6	B C	B C D	B	B
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1,0 \pm 1,2	A D		C	A
<i>Carex divisa</i>	0,8 \pm 1,0	A B			
<i>Cerastium glomeratum</i>	7,5 \pm 6,1	A B C D	B	C	B
<i>Cerastium semidecandrum</i>	2,0 \pm 4,0	D			
<i>Crassula tillaea</i>	0,5 \pm 0,6	A D			
<i>Erodium</i> sp.	0,0 \pm 0,0		D	D	A C
<i>Galium murale</i>	0,3 \pm 0,5	A	C		
<i>Geranium molle</i>	3,3 \pm 1,91	A B C D	A B C D	A B C D	A B C D
<i>Geranium rotundifolium</i>	4,8 \pm 3,3	A B C D	A B C D	A B C D	A B C D
<i>Herniaria hirsuta</i>	0,3 \pm 0,5	A			
<i>Lophocloa cristata</i>	0,0 \pm 0,0		A C		
<i>Moenchia erecta</i>	0,3 \pm 0,5	A			
<i>Plantago coronopus</i>	1,5 \pm 1,0	B C D	B C	C	B
<i>Plantago lagopus</i>	1,3 \pm 1,9	C D	C D	D	C
<i>Plantago loeflingii</i>	0,0 \pm 0,0				C
<i>Poa annua</i>	2,0 \pm 2,0	A B C D	D	B	A B C
<i>Poa bulbosa</i>	0,3 \pm 0,5	C			C
<i>Ranunculus parviflorus</i>	6,0 \pm 8,0	A B C D	D		D
<i>Sagina apetala</i>	1,0 \pm 1,4	A C			
<i>Sherardia arvensis</i>	0,3 \pm 0,5	A	B C		A B
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	1,0 \pm 0,0	A B C D			B
<i>Spergularia purpurea</i>	3,8 \pm 1,3	A B C D		B	
<i>Stellaria media</i>	0,5 \pm 0,6	B C			
<i>Trifolium campestre</i>	1,5 \pm 1,3	B C D	A C	B C	B
<i>Trifolium</i> sp.	1,3 \pm 1,3	B C D	B C D	C D	B C
<i>Veronica arvensis</i>	3,3 \pm 2,9	A B C D		C	A C
<i>Vulpia ciliata</i> + <i>V.muralis</i>	4,3 \pm 1,7	A B C D	A B C D	A B C D	A B C D

La elevada variabilidad espacial de la comunidad estudiada (De Pablo *et al.* 1982), y el hecho de que la mayoría de las boñigas no fuesen muestreadas todos los años, impide la utilización de análisis de muestras pareadas para las comparaciones entre años (Zar 1984).

Las boñigas de primavera se han dividido para los análisis en gruesas ($> 3,5$ cm.) y delgadas (el resto). La distribución espacial de ambos grupos en el área de estudio era similar, y ninguna de las variables estudiadas mostraba diferencias significativas entre las parcelas de control de la vegetación adyacentes a ambos tipos de boñigas (U de Mann-Whitney, n.s. en todos los casos).

3.2. Resultados

3.2.1. Contenido de semillas de los excrementos y su colonización bajo condiciones controladas

Un total de 23 especies crecieron en las macetas preparadas con excremento de vaca, de las que 20 germinaron también de las muestras de 3 g. cultivadas en el invernadero (Tabla 6.5). Las otras tres especies (*Erodium* sp., *Lophocloa cristata* y *Plantago loeflingii*) son dispersadas normalmente en los excrementos de vaca (Capítulo 3, Anexo I).

En las macetas preparadas con arcosa libre de semillas crecieron 17 especies (Tabla 6.5). Dada la eliminación del banco de semillas del suelo y de la llegada de semillas a las macetas, este hecho demuestra la capacidad de las semillas dispersadas en el excremento para germinar y dar lugar a plantas capaces de reproducirse sobre las boñigas.

Tanto el número (15 y 17) como la identidad de las especies crecidas en las macetas preparadas con tepes de pasto y excrementos se asemejan a las crecidas en las macetas preparadas con arcosa libre de semillas (Tabla 6.5). Ello sugiere un papel preponderante de las semillas contenidas en el excremento en la colonización de las boñigas depositadas sobre el pastizal, y que tanto el banco de semillas subyacente al excremento como los bulbos de *Poa bulbosa* son mayormente suprimidos por la capa de excremento y las semillas incluídas en él.

El porcentaje de las especies crecidas en cada maceta preparada con arcosa libre de semillas que germinaron de las muestras correspondientes de excremento (A, B, C ó D) en el invernadero puede utilizarse como un patrón de la exactitud de la estima del contenido de semillas de la capa de excremento depositada en cada maceta (700 cm^3) mediante la germinación de 3 g. (aproximadamente 16 cm^3). Este porcentaje en las macetas de arcosa ($74,6 \pm 9,9$; media \pm desviación típica) es similar e incluso algo inferior al encontrado en las macetas preparadas con tepes de pasto sucesionalmente joven ($93,3 \pm 8,2$) y maduro ($84,6 \pm 5,5$), aunque las diferencias no son significativas ($K=5,57$; $p > 0,05$).

La mayor parte de las especies presentes en el excremento no crecen sobre las boñigas. Únicamente poco más de un tercio de las especies germinadas en las muestras del invernadero fueron encontradas también en los muestreos de las macetas correspondientes (porcentaje presente: $37,5 \pm 13,2$; $n=12$), ni tan siquiera se observó su germinación en ellas. Además, la presencia de una especie sobre las boñigas no parece depender de la densidad de semillas en el excremento (Tabla 6.5). Así, algunas especies abundantes apenas aparecieron en los muestreos de la vegetación crecida en las macetas, por ejemplo *Spergularia purpurea*, *Arenaria leptoclados*, *Cerastium glomeratum* y *C. semidecandrum*. Este hecho concuerda con los experimentos de campo que se exponen a continuación.

3.2.2. Contenido de semillas de los excrementos y colonización de las boñigas en el campo

Los excrementos de vaca de las dos fechas consideradas contienen densidades de semillas muy diferentes. Un total de 1.496 semillas de 46 especies germinaron de los 48 g. de excremento de primavera, mientras que tan sólo 20 semillas de 5 especies nacieron de igual cantidad de excremento de invierno. Tanto el número de germinaciones como de especies por muestra de 6 g. se diferencian estadísticamente entre ambos tipos de muestras: $187,0 \pm 59,3$ semillas de $23,6 \pm 3,9$ especies en el excremento de primavera frente a $2,5 \pm 4,4$ semillas y $0,9 \pm 1,1$ especies en los de invierno; $U=0,0$; $n=16$; $p < 0,05$ en ambas comparaciones.

La fecha de la deposición influye decisivamente en la colonización de las boñigas de vaca en el campo durante su primer año. Así, en las boñigas de primavera se encontraron un número superior de especies por inventario y una

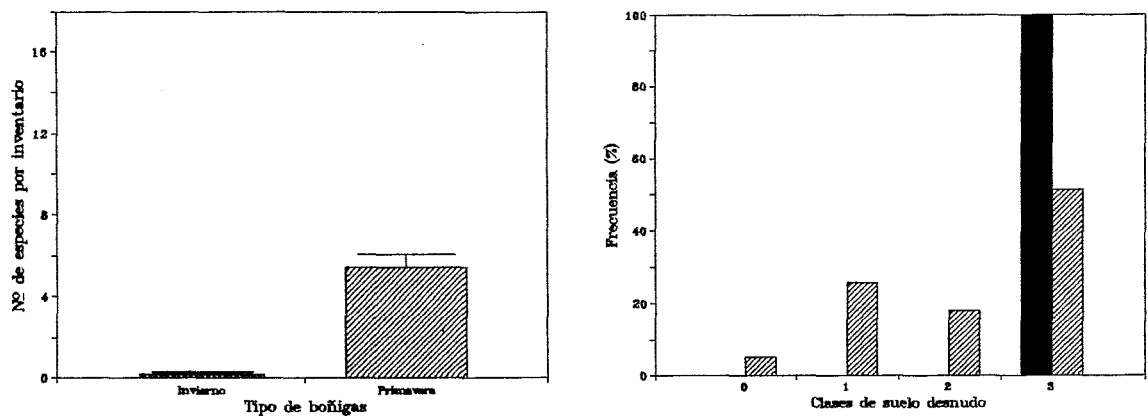


Figura 6.1. Número de especies por inventario (media + error típico) y frecuencia de las diferentes clases de suelo desnudo en las boñigas de invierno y primavera. En la figura del suelo desnudo las barras llenas corresponden a las boñigas de invierno, y las rayadas a las de primavera.

superficie de suelo desnudo inferior al encontrado en las boñigas de invierno (Figura 6.1; test de Mann-Whitney, $U=43$ y $U=870$; $p<0,05$ en ambos casos). El 95% de las 41 especies crecidas sobre las boñigas fueron más frecuentes en las de primavera que en las de invierno. Estas diferencias son significativas en el caso de *Bromus hordeaceus*, *Erodium cicutarium*, *Geranium molle*, *Leontodon taraxacoides*, *Lophocloa cristata*, *Plantago lagopus*, *Poa bulbosa*, *Ranunculus parviflorus*, *Sherardia arvensis*, *Trifolium campestre*, *T. tomentosum*, *Vulpia ciliata* y *V. muralis* (test exacto de Fisher, $p<0.05$).

Aún así, la colonización de las boñigas depositadas en primavera no es completa tras el primer año, y las boñigas tienen una superficie de suelo desnudo mayor y un número de especies por inventario menor que los pastos control adyacentes a ellas. (Figuras 6.2 y 6.3, y Tablas 6.6 y 6.7). El suelo desnudo cubre mayor superficie en las boñigas que en el pasto, tanto tomando en cuenta todas las boñigas como separándolas en delgadas y gruesas (Figura 6.2 y Tabla 6.6, $U=98$, $U=1.641$ y $U=782$ para el conjunto de las boñigas, las delgadas y las gruesas respectivamente, $p<0.05$). La cobertura de suelo desnudo es también mayor en las boñigas gruesas que en las delgadas, aunque la diferencia entre ellas no es significativa. De forma contraria al suelo desnudo, el número de especies por inventario es menor en las boñigas que en los pastizales en los que se encuentran (Figura 6.3 y Tabla 6.7, $U=1.330$; 134,5 y 56,5 respectivamente para el conjunto de las boñigas, las delgadas y las gruesas, $p<0.05$). Además, en las boñigas

Tabla 6.6. Media de los valores de suelo desnudo de los muestreos de boñigas y pastizales aledaños a ellas los cuatro años posteriores a la deposición. Se indican con la misma letra las medias correspondientes a medianas que no se diferencian significativamente en el test de la U de Mann-Whitney aplicado a las comparaciones pastizal-boñigas y boñigas gruesas-delgadas de cada año, y a las comparaciones de cada valor con los de los años previo y posterior. Los datos de los tests se presentan en el Anexo X, y las frecuencias de las diferentes clases de suelo desnudo en la Figura 6.2.

	Muestreos de pastizal	Muestreos de boñigas		
		Total	Gruesas	Delgadas
1er. año	0,23	2,15 ^e	2,43 ^{a,f}	1,83 ^{a,z}
2º año	0,97	1,82 ^e	2,19 ^{b,f}	1,54 ^{b,z}
3er. año	0,50 ^{c,h}	0,86 ^{c,i}	0,93 ^{c,j}	0,81 ^{c,k}
4º año	0,33 ^{d,h}	0,42 ^{d,i}	0,20 ^{d,j}	0,57 ^{d,k}

Tabla 6.7. Mediana del número de especies en los muestreos de boñigas y pastizales aledaños a ellas los cuatro años posteriores a la deposición. Se indican con la misma letra las medianas que no se diferencian significativamente en el test de la U de Mann-Whitney aplicado a las comparaciones pastizal-boñigas y boñigas gruesas-delgadas de cada año, y a las comparaciones de cada valor con los de los años previo y posterior. Los datos de los tests se presentan en el Anexo X, y las frecuencias de las diferentes clases de suelo desnudo en la Figura 6.3.

	Muestreos de pastizal	Muestreos de boñigas		
		Total	Gruesas	Delgadas
1er. año	10 ^e	5	3	6
2º año	10 ^{a,c}	9 ^{a,f}	8 ^{a,z}	9 ^{a,h}
3er. año	7,5 ^b	9 ^{b,f}	8 ^{b,g,i}	10 ^{b,h}
4º año	11 ^e	14	13 ^{c,d,i}	15 ^d

Tabla 6.8. Mediana del porcentaje de endozoócoras en los muestreos de boñigas y pastizales aledaños a ellas los cuatro años posteriores a la deposición. Se indican con la misma letra las medianas que no se diferencian significativamente en el test de la U de Mann-Whitney aplicado a las comparaciones pastizal-boñigas y boñigas gruesas-delgadas de cada año, y a las comparaciones de cada valor con los de los años previo y posterior. Los datos de los tests se presentan en el Anexo X, y las frecuencias de las diferentes clases de suelo desnudo en la Figura 6.4.

	Muestreos de pastizal	Muestreos de boñigas		
		Total	Gruesas	Delgadas
1er. año	64,3 ^a	75,0	85,7 ^b	66,7 ^{a,b,h}
2º año	57,1 ^{c,d}	62,5 ^{c,i}	68,3 ^{c,j}	60,8 ^{d,e,h,k}
3er. año	42,9 ^l	57,1 ⁱ	57,1 ^{f,j,m}	55,6 ^{f,k}
4º año	50,0 ^{a,l}	48,3 ^z	50,0 ^{z,m}	46,7 ^z

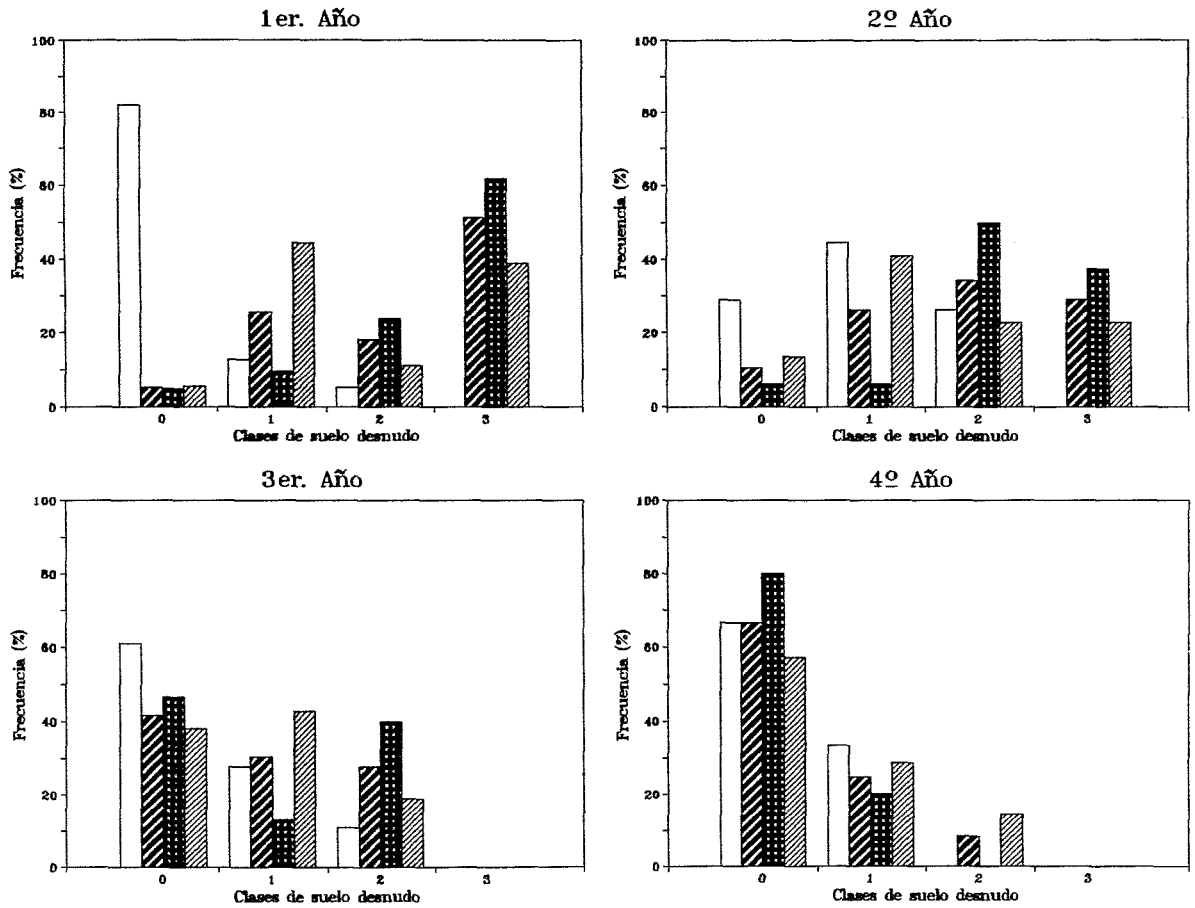


Figura 6.2. Frecuencia de las diferentes clases de suelo desnudo en los inventarios del pastizal (barras huecas) y en las boñigas de primavera en conjunto (rayado intenso), y separando las boñigas gruesas (enrejado) y delgadas (rayado débil), los cuatro años posteriores a su deposición. gruesas este número es también inferior al de las boñigas delgadas ($U=66$, $p<0.05$).

Únicamente la frecuencia de una especie, *Ranunculus parviflorus*, es mayor en las boñigas de un año que en los pastizales aledaños, mientras que entre el resto de las especies encontramos algunas cuya frecuencia no se ve alterada y otras que son significativamente menos frecuentes en las boñigas que en el pastizal (test exacto de Fisher; $p<0,05$; Tabla 6.9, resultados completos de los tests en el Anexo XI). *Ranunculus parviflorus* es una especie cuyas semillas han aparecido repetidamente en los excrementos de vaca (Tabla 3.10, Anexo I), y cuya capacidad para germinar del excremento y dar plantas adultas se ha comprobado también en el experimento de las macetas recién expuesto (Tabla 6.5).

Entre las 14 especies con frecuencias indistinguibles entre el pastizal y las boñigas destacan por ser las más frecuentes *Bromus hordeaceus*, *Erodium cicutarium*, *Geranium molle*, *Sherardia arvensis*, *Trifolium tomentosum* y *Vulpia*

Tabla 6.9. Resultados del análisis de la frecuencia de las especies en los muestreos de boñigas de vaca y pastiales aledaños a las mismas en los cuatro años posteriores a la deposición de los excrementos. En los análisis únicamente se incluyeron las especies cuya frecuencia de aparición en el conjunto de muestras permitiría la existencia de diferencias significativas entre tipos de muestras. **, $p < 0,01$; *, $p < 0,05$; +, $p < 0,1$ en el test exacto de Fisher.

Frecuencia de las especies en los muestreos			
	Mayor en las boñigas	Indistinguible	Mayor en el pasto
1er. año	<i>Ranunculus parviflorus</i> *	<i>Bromus hordeaceus</i> , <i>Carduus pycnocephalus</i> , <i>Crepis capillaris</i> , <i>Eryngium</i> <i>campestre</i> , <i>Filago</i> <i>pyramidata</i> , <i>Geranium</i> <i>molle</i> , <i>Hordeum murinum</i> , <i>Lophocloa cristata</i> , <i>Sherardia arvensis</i> , <i>Trifolium campestre</i> , <i>T.</i> <i>subterraneum</i> , <i>T.</i> <i>tomentosum</i> , <i>Veronica</i> <i>arvensis</i> , <i>Vulpia ciliata</i>	<i>Arenaria leptoclados</i> +, <i>Asteriscus aquaticus</i> **, <i>Biserrula pelecinus</i> *, <i>Cerastium</i> <i>semidecandrum</i> **, <i>Erodium cicutarium</i> *, <i>Leontodon taraxacoides</i> +, <i>Plantago coronopus</i> +, <i>P.</i> <i>lagopus</i> **, <i>Poa bulbosa</i> **, <i>Polycarpon</i> <i>tetraphyllum</i> **, <i>Sagina</i> <i>apetala</i> **, <i>Trifolium</i> <i>suffocatum</i> **, <i>Vulpia</i> <i>muralis</i> **
2º año	<i>Bromus hordeaceus</i> +, <i>Geranium molle</i> *, <i>Geranium rotundifolium</i> *	25 especies (Anexo XI)	<i>Crassula tillaea</i> *, <i>Filago</i> <i>pyramidata</i> *, <i>Plantago</i> <i>lagopus</i> *, <i>Poa bulbosa</i> *
3er. año	<i>Biserrula pelecinus</i> *, <i>Trifolium campestre</i> *, <i>T.</i> <i>tomentosum</i> +	30 especies (Anexo XI)	<i>Poa bulbosa</i> *
4º año		24 especies (Anexo XI)	

ciliata. Las semillas de todas estas especies son frecuentes en los excrementos de vaca, y prácticamente todas han aparecido en las macetas preparadas con excrementos de vaca (Tabla 6.5).

Otras 13 especies son significativamente más frecuentes en los muestreos del pastizal que en las boñigas (3 de ellas de forma marginalmente significativa; $p < 0,1$), entre las que destacan por la disminución de su frecuencia *Asteriscus aquaticus*, *Plantago lagopus*, *Poa bulbosa*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Sagina apetala* y *Trifolium suffocatum*. Un hecho interesante es que entre estas especies se encuentran algunas que no son dispersadas en los excrementos o lo son en pequeñas cantidades (*Asteriscus aquaticus* y *Poa bulbosa*), pero también las hay que lo son frecuentemente y/o en cantidades apreciables (el resto).

Aunque la ventaja que obtienen las especies dispersadas en los excrementos no es fácil de comprobar individualmente por el bajo número de especies que aparecen en cada boñiga, pero se comprueba que el porcentaje de especies

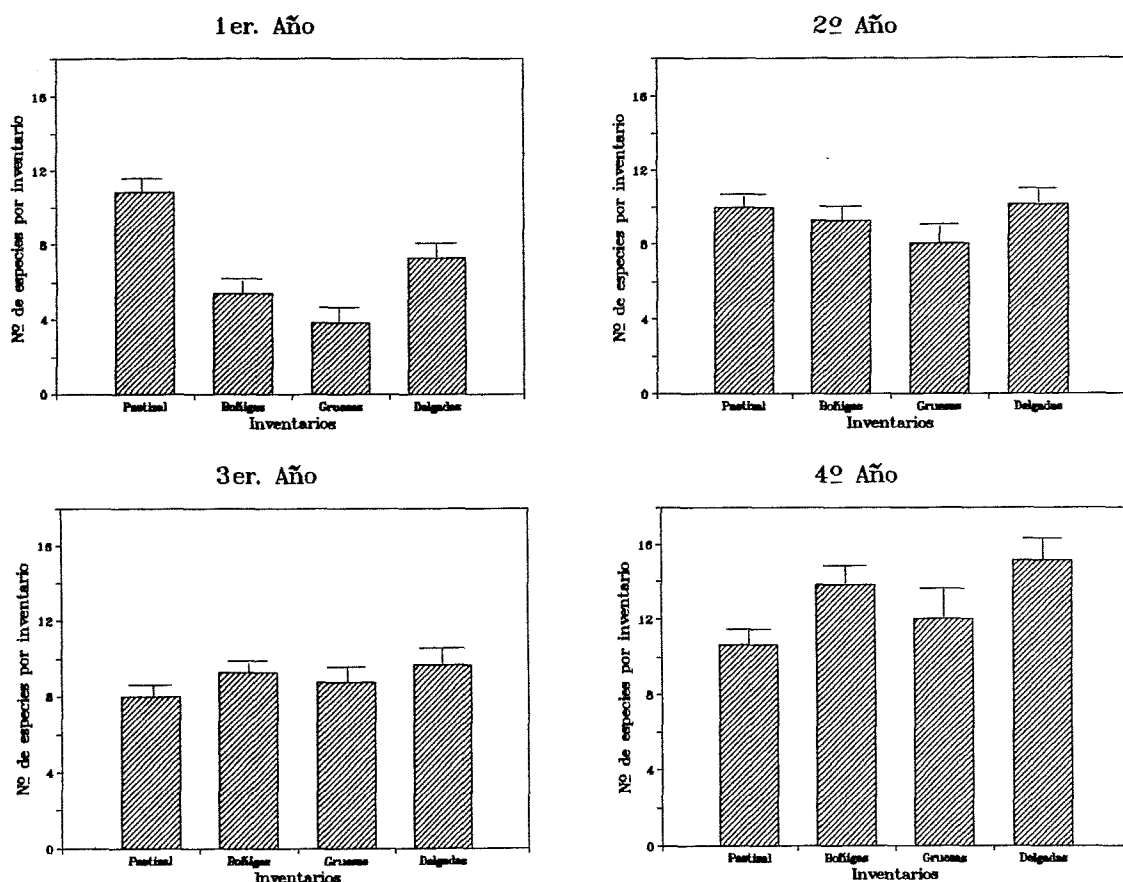


Figura 6.3. Número de especies por inventario (media + error típico) en el pastizal y en las boñigas de primavera en conjunto y separando las boñigas gruesas y delgadas los cuatro años posteriores a su deposición.

endozoócoras en cada inventario es significativamente superior sobre las boñigas que en el pasto circundante (Figura 6.4 y Tabla 6.8, $U=465$; $p<0,05$). Este porcentaje es también significativamente superior en los excrementos gruesos que en el pastizal ($U=569$; $p<0,05$), y mayor aunque no significativamente en los excrementos delgados que en el pasto. La diferencia entre los dos tipos de boñigas tampoco es significativa.

3.2.3. La sucesión en las boñigas de primavera

Las diferencias entre la comunidad vegetal crecida sobre las boñigas y los pastizales de los alrededores se suavizan con el paso de los años, aunque se mantienen importantes diferencias entre las muestras de ambos tipos y algo

menores entre las dos clases de grosor de las boñigas. De esta forma tiene lugar una microsucesión sobre las boñigas que progresivamente cicatriza las perturbaciones que generan en el pastizal (Figuras 6.2, 6.3 y 6.4, y Tablas 6.6, 6.7 y 6.8, datos completos de los tests de la U de Mann-Whitney en el Anexo X).

La porción de la superficie de las boñigas desprovista de plantas va disminuyendo progresivamente, de forma que se acerca a los valores encontrados en los muestreos de pastizal, aunque éstos siempre son inferiores a aquéllos (Figura 6.2 y Tabla 6.6). Así, el segundo año las diferencias son significativas, mientras que el tercer ($0,05 < p < 0,1$) y cuarto años ($p > 0,1$) la diferencia ya no alcanza el nivel de significación estadística (Anexo X). Las boñigas gruesas, con la excepción del último año, mantienen en todo momento una mayor proporción de suelo desnudo que las delgadas, si bien las diferencias encontradas no son significativas ningún año. Es de destacar que la cantidad de suelo desnudo del pastizal aumentó de forma muy importante el segundo año por la sequedad del mismo, pese a lo cual esta variable disminuyó en ambos tipos de boñigas. Al año siguiente, más húmedo al final de la primavera, se produjo la disminución más drástica de la variable suelo desnudo, resultando significativa la diferencia tanto en ambos tipos de boñigas como en el pastizal.

De forma opuesta a lo que ocurre con el suelo desnudo, la riqueza aumenta en las boñigas con el paso de los años, y es mayor en las boñigas delgadas que en las gruesas (Figura 6.3 y Tabla 6.7). En este caso, el primer año el número de especies por muestra es significativamente menor en las boñigas que en el pasto. En el segundo año es menor pero no significativamente, y en el tercer año es algo superior en las boñigas (marginamente significativo en el conjunto de las boñigas y en las delgadas, Anexo X). Por último, el cuarto año tras la deposición de las boñigas éstas tienen un número superior de especies por muestra que los pastizales, siendo la diferencia significativa para el conjunto de las boñigas y para las delgadas. El número de especies por muestra es en todo momento superior en las boñigas delgadas que en las gruesas, si bien la diferencia es significativa únicamente el primer año tras su deposición.

La progresiva integración de las boñigas en el pastizal es también notoria en la mayor similitud de la frecuencia de las especies en ellas y en el pastizal. El segundo año la lista de especies con frecuencias indistinguibles en el pastizal y las boñigas se extiende hasta las 25 especies (Tabla 6.9). Mientras, dos especies (*Geranium molle* y *G. rotundifolium*) son significativamente más frecuentes

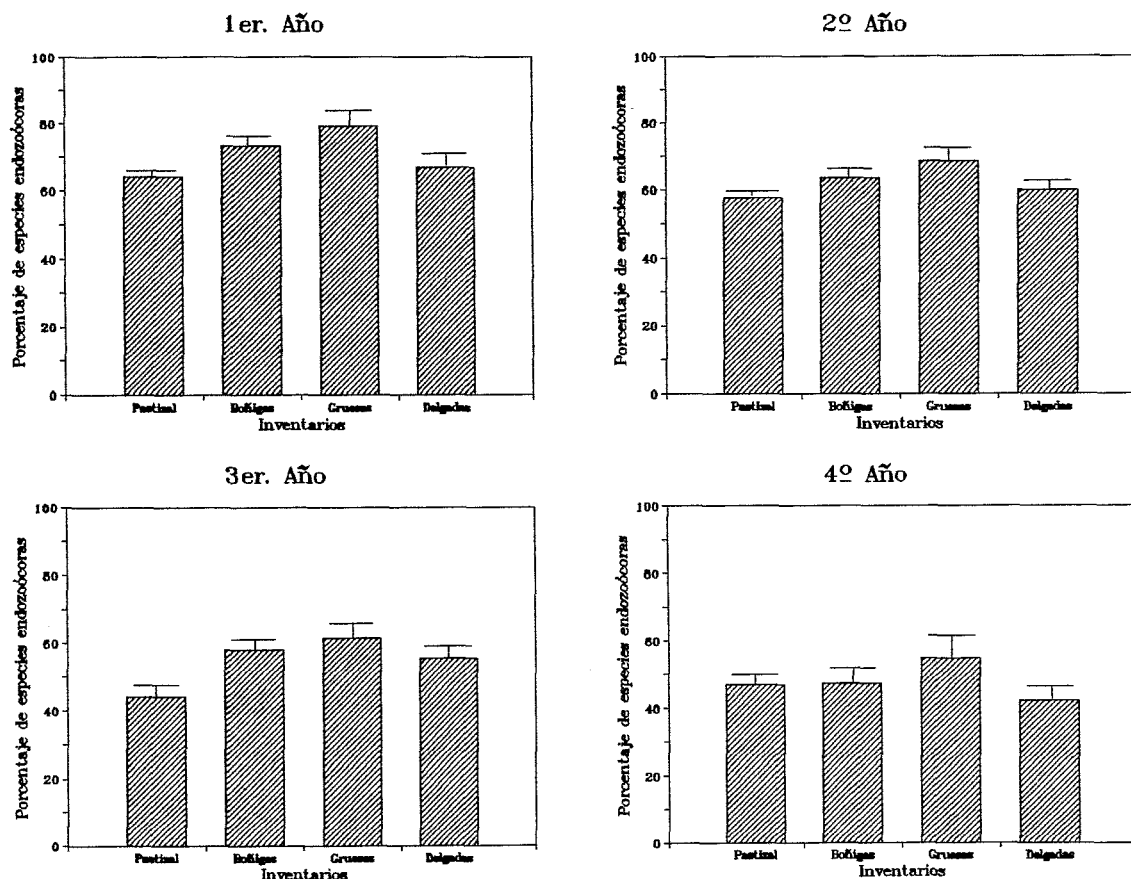


Figura 6.4. Porcentaje de especies endozoócoras en cada inventario (media + error típico) en el pastizal y en las boñigas de primavera en conjunto, y separando las boñigas gruesas y delgadas, los cuatro años posteriores a su deposición.

creciendo sobre las boñigas que en los pastizales aledaños, y otra más (*Bromus hordeaceus*) lo es de forma marginalmente significativa. Estas tres especies crecieron también en las macetas preparadas con excrementos comentadas anteriormente (Tabla 6.5). La lista de las especies que son más frecuentes en los pastizales control que en los muestreos de boñigas se reduce a 4 especies, entre las que *Poa bulbosa* y *Plantago lagopus* se encontraban también en esta situación el primer año tras la deposición de los excrementos. Las otras dos especies son *Crassula tillaea* y *Filago pyramidata*.

En las boñigas de tres años, *Biserrula pelecinus* y *Trifolium campestre* son significativamente más frecuentes sobre las boñigas que en el resto del pastizal, y *Trifolium tomentosum* es también algo más frecuente en ellas ($p < 0,1$). Por otra parte, la lista de las especies cuya frecuencia disminuye en los excrementos se

reduce a *Poa bulbosa*, y 30 especies conforman el conjunto de las que presentan frecuencias indistinguibles en el pastizal y las boñigas.

En los muestreos del cuarto año, con un número de muestras bastante menor, las 24 especies para las que se ha podido hacer el análisis aparecen con similar frecuencia en el pastizal y las boñigas.

Correspondientemente con estos resultados, el porcentaje de especies endozoócoras en los inventarios de las boñigas va disminuyendo con el transcurso de los años hasta acabar en valores semejantes a los encontrados en los del pastizal (Figura 6.4 y Tabla 6.8). Este porcentaje es significativamente mayor el primer y tercer años, mayor pero sólo de forma marginalmente significativa en el segundo, e indistinguible en el cuarto año (Anexo X). Las boñigas gruesas tienen porcentajes de especies endozoócoras mayores que las delgadas, aunque no significativamente, que las llevan a que en ellas las diferencias entre boñigas y pastizal se mantengan significativas los tres primeros años tras la deposición. Un hecho remarcable es que el porcentaje de especies endozoócoras en los inventarios del pastizal disminuyó significativamente del primer al segundo año y de éste al tercero, por lo que durante este tiempo la disminución en los excrementos, lógica por su integración en el pastizal, se confunde con esta tendencia mostrada por el pastizal.

3.2.4. Las boñigas, el empradizado de *Poa bulbosa* y la riqueza del pastizal a pequeña escala

Un hecho destacable en los resultados expuestos anteriormente es que *Poa bulbosa*, la especie perenne dominante de los pastizales maduros del área de estudio, es la especie más afectada entre aquéllas cuya frecuencia disminuye sobre los excrementos. Su frecuencia es significativamente inferior en las boñigas los tres primeros años tras su deposición, y los datos de cobertura refuerzan este resultado (Tabla 6.10).

La especie está prácticamente ausente en las boñigas el primer año tras su deposición y las va colonizando de forma progresiva. De este modo su cobertura sobre las boñigas aumenta año tras año, si bien el cuarto año todavía no ha alcanzado los valores del pastizal en que se encuentran. En este momento su frecuencia en las boñigas (0,75) es similar a la que tiene en el pastizal (0,92), pero

Tabla 6.10. Cobertura de *Poa bulbosa* en los muestreos de las boñigas y los pastizales aledaños los cuatro años posteriores a la deposición. En la línea superior se presenta la mediana del valor de cobertura de la especie seguida de una letra que identifica las medianas de las que es indistinguible en el test de la U de Mann-Whitney en las comparaciones boñigas-pasto de cada año y de cada valor con los años previo y posterior. En la línea inferior se presentan la media y la desviación típica de las variables analizadas.

	Años desde la deposición			
	1er. año	2º año	3er. año	4º año
Pastizal	2,0 ^a 2,00 ± 0,97	2,0 ^{a,b} 2,16 ± 0,75	2,0 ^{b,c} 2,11 ± 1,04	2,5 ^c 2,25 ± 0,96
Boñigas	0,0 0,44 ± 0,68	1,0 ^d 1,24 ± 0,91	1,0 ^{d,e} 1,22 ± 1,22	2,0 ^e 1,50 ± 1,00

Tabla 6.11. Relación entre el número de especies (media ± error típico y tamaño muestral) y la cobertura de *Poa bulbosa* en los inventarios del pastizal (control) los cuatro años de muestreo.

	Cobertura de <i>Poa bulbosa</i>			
	Ausente	0-10%	10-50%	>50%
1er. año	10,6±2,4 n=5	12,0±3,5 n=3	11,3±0,5 n=18	10,0±0,7 n=13
2º año	5,5±0,5 n=2	12,0±1,0 n=2	10,5±0,6 n=22	9,5±0,8 n=12
3er. año	7,8±1,4 n=5	12,0±2,0 n=2	8,4±0,7 n=13	7,2±0,5 n=16
4º año	11,0 n=1	12,0 n=1	12,2±1,0 n=4	9,3±1,3 n=6

su cobertura es todavía inferior ($U=104$; $n=24$; $p<0,05$). Por contra, la cobertura de *Poa bulbosa* en los pastizales se mantiene entre años, formando un tapiz que ocupa alrededor del 50% del suelo.

Es de destacar que el empujamiento de *Poa bulbosa* se asocia con una disminución de la riqueza del pastizal, de forma que a partir del 10% de cobertura de esta gramínea (y más claramente a partir del 50%) se aprecia una disminución del número de especies por inventario (Tabla 6.11). Debido a ello, a las diferencias entre años en la riqueza del pastizal se unen las asociadas a la cobertura de *Poa bulbosa* (Tabla 6.12), comprobándose que los inventarios con una cobertura de la gramínea de 0-10% y de 10-50% tienen más especies que los

Tabla 6.12. ANOVA del efecto del año y de la cobertura de *Poa bulbosa* sobre el número de especies por inventario de los pastizales (control) aledaños a las boñigas de vaca.

Factor	Suma de cuadrados	g.l.	Media de cuadrados	F	p
Año	61,8	3	20,6	2,74	0,047
Cob. <i>Poa bulbosa</i>	91,2	3	30,4	4,05	0,009
Año x Cob. <i>Poa bulbosa</i>	48,3	9	5,4	0,71	0,695
Error	818,7	109	7,5		

cubiertos en más del 50% (diferencias medias de LSM: 2,98 y 1,57 respectivamente, Fisher LSD test, $p < 0,05$). Los inventarios sin *Poa bulbosa* también tiene menos especies que aquéllos cubiertos por ella en un 0-10% (3,28; $p < 0,05$).

4. Discusión

Los resultados muestran como hecho más importante la capacidad de las semillas presentes en los excrementos para dar lugar a plantas adultas en el punto en que se depositan. Debido a ello, la endozoocoria puede llevar tanto a la introducción de nuevas especies en un área no pastoreada como al desarrollo de las que son dispersadas en los lugares ocupados por los excrementos en las áreas pastoreadas. Estos resultados complementan la información presentada sobre las semillas dispersadas, y respaldan las conclusiones obtenidas a partir de ellos sobre el efecto de la endozoocoria en la estructura y diversidad del pastizal por la comprobación de la efectividad del paso semilla dispersada-planta adulta.

4.1. Introducción de especies con los excrementos

Tanto los resultados del abonado con excremento de gamo como el cultivo de las macetas preparadas con excremento y arena o tepes de pastizal muestran la capacidad de las semillas presentes en los excrementos de dar lugar a plantas adultas.

La capacidad de germinar y crecer de las semillas de especies herbáceas defecadas por los herbívoros se ha puesto en evidencia en algunas ocasiones en condiciones naturales (Welch 1985, Dinerstein 1991, Gardener 1993), pero la mayor parte de los estudios se concentran en la determinación de las semillas germinables de los excrementos, suponiendo la capacidad de las mismas para dar lugar a plantas adultas (p.e. referencias en Janzen 1983, Russi *et al.* 1992a, Malo 1994). Incluso se ha hipotetizado la utilización de la dispersión de semillas en los excrementos de los herbívoros para la plantación de especies de valor forrajero (Ridley 1930), si bien son escasas las experiencias de que se tienen datos (p.e. Gardener 1993).

Por otra parte, la introducción en los pastizales de especies procedentes de otras regiones del planeta por el transporte de ganado entre ellas es un hecho conocido, que se ha achacado al transporte de semillas en el pelo y las pezuñas del ganado (Ridley 1930, Aschmann 1973, van der Pijl 1982, Kloot 1991) con más frecuencia que a la diseminación a través de los excrementos (Janzen 1984, Jones *et al.* 1991, Gardener 1993). Sin embargo, el cotejo de las especies dispersadas por los herbívoros en el Castillo de Viñuelas con la lista de especies introducidas en la zona mediterránea de Chile presentada por Montenegro *et al.* (1991) es bastante sugerente. De las 100 especies herbáceas de origen europeo introducidas en esta área, las semillas de 24 han germinado en los excrementos de uno o más herbívoros, y otras 24 pertenecen a géneros aparecidos en nuestras muestras. Teniendo en cuenta que la lista de especies dispersadas por los herbívoros contiene 130 especies herbáceas, el 18% de las especies dispersadas en Viñuelas han resultado introducidas en Chile, cifra muy superior a la correspondiente al conjunto de las especies europeas.

En el experimento del abonado con excrementos de gamo, la especie más favorecida fué *Biserrula pelecinus*, que resultó introducida tanto por los excrementos de primavera como por los de invierno, pese a la diferente densidad de sus semillas en ambos. *Biserrula pelecinus* es una leguminosa de elevado valor ganadero típica de pastizales maduros sobre sustratos pobres (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963, Montoya *et al.* 1988). Buena parte de su valor ganadero, además, puede residir en la digestión por los herbívoros de parte de las semillas consumidas (Russi *et al.* 1992), ya que presenta semillas de mediano tamaño (aprox. 1,3 mm. de diámetro y 0,65 mg. de peso) que son consumidas, y

dispersadas, en grandes cantidades por herbívoros de diversas tallas como hemos visto en capítulos precedentes. Este resultado posiblemente sea ampliable a las semillas de muchas leguminosas diseminadas por los herbívoros (Ridley 1930, Russi *et al.* 1992a, Miller 1993, Malo 1994), y quizás sea en parte la causa del aumento de la frecuencia y abundancia de las leguminosas en los pastizales sometidos a cargas ganaderas intermedias (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963, Montoya 1983, Montoya *et al.* 1988).

Un segundo hecho notorio es que la introducción de una de estas especies depende en último término de su capacidad para germinar y crecer en el medio en que se depositen los excrementos más que de la cantidad de sus semillas que sean movilizadas. Este resultado tiene su importancia porque (a) lleva a que el valor de la endozoocoria para una especie no sea únicamente dependiente del número de semillas dispersadas, y (b) hace que la ventaja obtenida por algunas especies frente a otras sea de tipo relativo, es decir, que se deba más a la capacidad de verse menos desplazada que el resto por los excrementos que a un favorecimiento directo de ellas.

En las condiciones en que se realizó el experimento del abonado con excrementos de gamo, las especies nitrófilas e higrófilas fueron en su mayoría incapaces de establecerse en el pastizal. En condiciones naturales, los gamos y otros herbívoros defecan principalmente en las áreas en que se agrupan durante períodos largos de tiempo, en los que llegan a producir una importante nitrificación del sustrato (Crawley 1983, De Miguel 1988, Coughenour 1991). En estos lugares es razonable suponer que las semillas de especies nitrófilas presentes en los excrementos de los herbívoros prosperen, dando lugar a su introducción y mantenimiento posterior tanto por la reproducción en el área como por la resiembra continua por los herbívoros. Igualmente, las visitas de éstos a los arroyos y otros puntos de agua posiblemente favorezca a las especies higrófilas como *Juncus* spp., *Carex* sp. o *Veronica anagalloides*, así como a la larga lista de este tipo de especies encontradas en excrementos de herbívoros en diferentes partes del mundo (Ridley 1930, Zedler y Black 1992).

Igualmente, apenas un tercio de las especies presentes en cada muestra de excremento de las macetas aparecieron en los muestreos respectivos de la vegetación de primavera. Además, algunas especies cuyas semillas eran abundantes en el excremento no aparecieron en las macetas o lo hicieron con una frecuencia muy baja (p.e. *Arenaria leptoclados*, *Cerastium semidecandrum* o *Ranunculus*

parviflorus). En este caso las semillas tampoco encontraron las condiciones adecuadas para germinar, y quedaron en estado latente en espera de las condiciones adecuadas para hacerlo. Así lo demuestra que estas especies germinasen de forma más abundante en el segundo año de cultivo de las macetas (obs. pers.).

Por último, en los excrementos de vaca controlados en campo el recubrimiento vegetal no es tan rápido como pudiese suponerse de la densidad de semillas presentes en él. A partir de los datos de densidad de semillas del excremento obtenidos en el invernadero y de la densidad del excremento de vaca (0,37 g./cm³ de excremento seco), se puede suponer que las boñigas de primavera tenían más de 20 semillas/cm². Este dato representa el cuádruple de la densidad de semillas normal en los bancos de semillas estos pastizales y más del doble del encontrado en años especialmente productivos (Levassor *et al.* 1990, Ortega 1994), por lo que la pobre colonización de las boñigas no puede estar causada por una falta de propágulos. La naturaleza hidrófoba de los excrementos, que los lleva a tardar más tiempo que el suelo en embeberse con las lluvias otoñales, y quizás la presencia de compuestos tóxicos para las plantas (Lobo y Veiga 1990), posiblemente sean responsables de este resultado. Un hecho también constatado es que la superficie de las boñigas de vaca se deseca de una forma más rápida que el suelo en que se encuentran, debido a su textura y a encontrarse ligeramente más alta, y por tanto más expuesta a los vientos secos típicos de las situaciones anticiclónicas invernales en el área de estudio (Capel 1981, *observación personal*).

4.2. Efecto de los excrementos sobre las comunidades pastoreadas

El efecto que generan los excrementos defecados por los herbívoros en las comunidades vegetales sometidas a pastoreo es función de: (a) su alteración de los procesos de funcionamiento del pastizal a pequeña escala, (b) la importancia que tengan a escalas mayores estas alteraciones a pequeña escala y (c) el aumento de la movilidad de las especies motivado por esta forma de dispersión a larga distancia.

El tipo de efecto de la endozoocoria sobre los procesos a pequeña escala depende de las características de las deyecciones y de si tiene lugar o no su

disgregación. Por una parte, en el caso de los excrementos de tipo fraccionado, como los de conejo, gamo y ciervo (y los de vaca si son disgregados) la situación es bastante similar a la que hemos visto para el caso de los excrementos de gamo. Sería complicado comprobar el efecto de estos excrementos en una comunidad vegetal en que las especies dispersadas en los excrementos estén presentes en el banco de semillas del suelo, pero puede suponerse que en esta situación darán lugar a plantas maduras de forma similar a lo comprobado en el pastizal libre de pastoreo. Existe la posibilidad de que el paso por el tracto digestivo de los herbívoros cambie la germinabilidad de las semillas (van der Pijl 1982, Barnea *et al.* 1991, Miller 1993, Gardener *et al.* 1993), pero en todo caso las plantas nacidas se encontrarán en una situación muy parecida a la de las nacidas de semillas llegadas por otros medios.

Por otra parte, los excrementos de tipo masivo que no son disgregados, o que lo son minimamente (en nuestro caso la mayoría de los de vaca), dan lugar a espacios libres de plantas en la comunidad vegetal, adquiriendo la condición de perturbaciones (Pickett y White 1985). Estas perturbaciones son tanto más intensas cuanto mayor es el grosor de la boñiga, y han de ser posteriormente recolonizadas, ya sea a partir de propágulos subyacentes a las boñigas, o de semillas llegadas con ellas o dispersadas hasta las mismas posteriormente. Todo el proceso de recuperación se ve marcado por el grosor de la capa de excremento depositada, lo que nos muestra que en realidad la diferenciación expuesta anteriormente entre excrementos disgregados o no es en realidad parte de un gradiente tamaño del excremento-intensidad de la perturbación.

Se ha comprobado que la capa de excremento imposibilita el crecimiento de *Poa bulbosa* a su través, obligando a que la recolonización de la superficie ocupada por las boñigas tenga lugar básicamente a partir de semillas y no vegetativamente. Este hecho se contrapone a la observación de Welch (1985) en los "*Highlands*" escoceses, en los que la colonización de las boñigas de vaca tiene lugar básicamente a partir de órganos vegetativos de las plantas circundantes y las semillas dispersadas tienen una importancia marginal. Unicamente *Eryngium campestre* crece a través de la capa de excremento en nuestra zona de estudio, como lo pone en evidencia la no disminución de su frecuencia ni tan siquiera el primer año tras la deposición de las boñigas.

Además, la colonización depende estrechamente del contenido de semillas de las boñigas y da lugar a una diversificación espacial del pastizal. Por una parte,

las boñigas de invierno apenas fueron colonizadas tras más de un año de permanencia en el pastizal, mientras que en las de primavera se encontraron un mayor número de especies y una cobertura de suelo desnudo menor pese a que llevaban depositadas un tiempo algo más corto en el momento del muestreo (12 meses frente a 15). Por parte, la colonización de las boñigas de primavera produjo en los pastizales pequeños parches de vegetación característica dominada por las especies dispersadas, parches que diversifican la estructura del pastizal. Ambos hechos sugieren, igual que ocurría con las perturbaciones tratadas en el capítulo anterior, una dispersión espacial de las semillas bastante limitada, que parece incapaz de cicatrizar con prontitud perturbaciones de pequeño tamaño en el pastizal (Peart 1989a, Milberg 1993). Debido a ello, las boñigas depositadas en invierno, y aquéllas producidas por el ganado alimentado a base de pienso y paja, terminan disgregándose por la meteorología y la acción de los animales (pisoteo, volteo y picoteo por grajillas...). Posteriormente, los huecos dejados en el pastizal por ellas se han de colonizar a partir del banco de semillas y las plantas presentes anteriormente en el suelo.

La pobre colonización de los excrementos lleva a que la ventaja obtenida por algunas especies se deba a su capacidad para sobrevivir en ella, sacando el mejor partido de una situación desfavorable (Cockburn 1991). Así, la mayoría de las especies (p.e. *Asteriscus aquaticus*, *Plantago lagopus*, *Poa bulbosa*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Sagina apetala* y *Trifolium suffocatum*) se ve desplazada de una porción de la superficie del pastizal, mientras *Ranunculus parviflorus* crece más frecuentemente en los excrementos que en los pastizales en que se encuentran, y el grupo de las especies con frecuencias indistinguibles en el pastizal y las boñigas contiene 14 especies. *Ranunculus parviflorus* es una especie típica de sotos y otras áreas húmedas (Castroviejo *et al.* 1986-1993) que en el área de estudio germina abundantemente en las boñigas de vaca en otoño, siéndole éste prácticamente el único medio en el que lo hace en los pastizales de las dehesas (obs. pers.). Entre las 14 especies con frecuencias indistinguibles entre el pastizal y las boñigas, las más frecuentes (*Bromus hordeaceus*, *Erodium cicutarium*, *Geranium molle*, *Sherardia arvensis*, *Trifolium tomentosum* y *Vulpia ciliata*) son en su práctica totalidad especies típicas de los majadales algo nitrificados (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963). Estas especies, capaces de vegetar sobre las boñigas, pueden verse además

favorecidas por la ausencia de competidores en su vecindad y por la riqueza en nutrientes del medio sobre el que crecen (Tilman 1988, Grace y Tilman 1990).

El contenido de semillas de los excrementos parece ser determinante también de la vegetación existente sobre las boñigas los años posteriores a su deposición, dando lugar a una microsucesión en los mismos dirigida por las semillas dispersadas en los excrementos y que puede tardar cuatro o más años en restablecer una situación similar a la inicial. De esta forma, tres años después de ser defecadas todavía es posible caracterizar los lugares anteriormente ocupados por boñigas por su elevada frecuencia de *Biserrula pelecinus*, *Trifolium campestre* y *T. tomentosum*, y la baja frecuencia de *Poa bulbosa* en ellos; y el cuarto año la cobertura de *Poa bulbosa* sobre las boñigas no es todavía semejante a la existente en los pastizales en que se encuentran. Se comprueba así que las perturbaciones generadas por las boñigas dan lugar a lugar a un desplazamiento de la especie perenne dominante y a un aumento de los huecos libres de plantas en años sucesivos.

El aumento de los huecos en la comunidad vegetal permite el mantenimiento de especies fugitivas que serían desplazadas por la más competitiva, y lleva al aumento de la diversidad alfa del pastizal a la escala decimétrica. Así lo demuestran los datos de riqueza por muestra del tercer y cuarto años, una vez que se recupera la cobertura vegetal sobre las boñigas. La sucesión de ciclos perturbación-colonización-desplazamiento competitivo es un mecanismo de mantenimiento de la diversidad en las comunidades vegetales bien establecido (Denslow 1985, Collins y Glenn 1988, Caswell y Cohen 1991a, b, Tilman y Pacala 1993), que parece estar actuando también en el caso de la diseminación de semillas en las boñigas de vaca a través de su efecto sobre la cobertura de *Poa bulbosa* (Welch 1985, Gardener 1993).

De esta forma, la endozoocoria ejerce una doble función para las especies fugitivas. Por una parte, les asegura una alta movilidad que facilita su acceso a lugares en que mantener sus poblaciones (Baker 1974, Tilman 1988, Burrows 1990, Louda *et al.* 1990). Por otra, ejerce el papel de vector especializado de semillas, ya que las deposita directamente en perturbaciones del pastizal en que se encuentran libres de la competencia de las especies perennes dominantes de la vegetación (Howe y Smallwood 1982, Janzen 1984). Ambos hechos hacen razonable suponer que la endozoocoria pueda ser un proceso favorecido evolutivamente en las especies fugitivas, dependientes de una alta capacidad

Tabla 6.13. Superficie ocupada por boñigas de vaca cargadas de semillas en las diferentes formaciones vegetales entre los meses de abril y octubre de 1991. Los datos presentados corresponden al rango del número de boñigas contabilizadas en las parcelas de 50 m², a la superficie (en %) que ocupaban de las parcelas (rango en la línea superior y media \pm desviación típica en el inferior), y a extrapolación de la superficie ocupada por boñigas de cuatro o menos años (rango en la línea superior y media en el inferior).

	Matorral	Dehesa	Fresneda	Jaral
Nº de boñigas	0 - 3	0 - 37	2 - 12	0
Cobertura	0,00 - 0,05	0,00 - 3,02	0,24 - 1,14	0,00
abril-octubre (%)	0,01 \pm 0,02	0,97 \pm 1,09	0,51 \pm 0,31	0,00 \pm 0,00
Cobertura en 4	0,00 - 0,21	0,00 - 11,56	0,96 - 3,49	0,00
años (%)	0,04	3,94	1,99	0,00

dispersiva de sus propágulos que les asegure su acceso a perturbaciones en que reproducirse (Janzen 1984).

A escalas más amplias, la importancia de la colonización de los excrementos por especies cuyas semillas se dispersaron en ellos es dependiente de (a) la extensión ocupada por los excrementos en la comunidad vegetal, (b) la distribución espacial de la misma y (c) el flujo de semillas entre diferentes áreas asociado a la endozoocoria.

Teniendo en cuenta los datos obtenidos de deposición de excrementos de vaca en las diferentes formaciones vegetales de la finca, se observa que el efecto directo de las plantas crecidas sobre las boñigas en el pastizal es bastante reducido (Tabla 6.13). La superficie ocupada por las boñigas de vaca depositadas entre los meses de abril y octubre, en los que la densidad de semillas contenidas en los excrementos es elevada, ronda el 1% de la superficie de los pastizales de las dehesas, el 0,5% en las fresnedas, el 0,01% en los matorrales bajos y nula en los jarales. Estos datos encajan bastante bien con lo esperable (0,20%) de la densidad de vacas de la finca (1 cada 7,5 ha. aproximadamente) y las tasas de defecación normales en este animal (12 boñigas de 600 cm² al día, Welch 1985). En otras fincas adehesadas, en las que la densidad de vacas por hectárea es de aproximadamente una cabeza cada dos hectáreas (Montoya *et al.* 1988), la superficie que se puede ver afectada por las boñigas de vaca cargadas de semillas debe rondar anualmente el 1% de la superficie de pastizal.

Los cuatro años que dura el efecto sobre el pastizal de los excrementos hacen que la superficie del pastizal cuya vegetación en un momento dado se encuentra directamente influenciada por la deposición de un excremento de vaca en un momento anterior sea en realidad mayor (Tabla 6.13). Los valores encontrados en Viñuelas pasarían así a ser aproximadamente el 3,9% en las dehesas, el 2% en las fresnedas y el 0,04% en los matorrales. Aún así, los valores globales siguen siendo bastante bajos, aunque el de las dehesas equivale a la existencia de una perturbación originada por una boñiga de vaca de 22 cm. de diámetro por metro cuadrado de pastizal. Welch (1985) calcula que en su área de estudio, con una vaca por hectárea, cerca del 10% de la superficie se halla bajo los efectos de las boñigas de vaca depositadas en los cuatro años anteriores. En su caso, sin embargo, las boñigas producen un aumento de la superficie de suelo desnudo pero apenas dan lugar a la introducción de especies, por lo que el efecto final que describe se relaciona básicamente con la disminución de la cobertura de las especies perennes predominantes (*Calluna vulgaris* y una serie de gramíneas, ciperáceas y juncáceas) y se asocia con los excrementos depositados a lo largo de todo el año.

La variabilidad espacial de la deposición de boñigas es muy alta y lleva a que a una escala decamétrica se pueda generar una diversificación espacial bastante grande (Tabla 6.13). El gradiente de deposición encontrado en las parcelas de la dehesa es un buen ejemplo de este hecho. En dichas parcelas se contabilizaron entre abril y octubre una cantidad de boñigas variable entre las 0 de una parcela y las 37 encontradas en las dos más próximas al venteadero del ganado. Estas boñigas cubrieron una superficie de pasto comprendida entre 0 y 15.116 cm², lo que representa el 0-3,0% de la superficie. Una extensión de los datos a los cuatro años que duran las perturbaciones en el pastizal lleva a suponer que el 11,6% de la superficie del pastizal de las áreas próximas al venteadero (a unos 45 m. del mismo) se encuentre afectado por la deposición en él de excrementos de vaca. Por contra, la superficie de pastizal afectada por las boñigas de vaca a 100 ó 150 metros del venteadero sería prácticamente despreciable.

Estos datos muestran cómo la deposición de excrementos y los procesos de colonización que tienen lugar en los mismos colaboran en la generación de gradientes en la vegetación diferenciados por la intensidad de su uso ganadero. Así, la endozoocoria se suma al consumo de las plantas, nitrificación, pisoteo, etc

como agentes que pueden dar lugar a los gradientes de perturbación asociados a los herbívoros (Crawley 1983, Tilman 1988).

Las boñigas depositadas en fechas en que la dispersión de semillas es muy reducida (noviembre-marzo), por su condición de perturbaciones, colaborarán en la generación de estos gradientes de uso-perturbación. Estas boñigas deben ocupar anualmente aproximadamente el 0,14% de la superficie de la finca, área en que apenas crecerán plantas. Sin embargo, nuestra experiencia nos indica que, de forma contraria a lo expuesto por Welch (1985), las boñigas son disgregadas mecánicamente y sus fragmentos dispersados por el pastizal antes de que pueda tener lugar su colonización vegetal. Por ello su efecto se aproxima más al de un abonado irregular que al descrito para las boñigas sobre las que crece el pasto.

Por último, la dispersión de semillas en los excrementos y su papel en la colonización de ellos debe facilitar la homogeneización de las comunidades vegetales a escalas superiores y la evolución de las mismas hacia estados tolerantes del pastoreo. Este hecho tiene un doble motivo, por una parte la endozoocoria facilita el transporte de semillas entre las diferentes formaciones vegetales. Por otra, el que la colonización de las boñigas sea dirigida por su contenido de semillas, de forma independiente del sustrato sobre el que se asientan, hace que los parches de vegetación generados a partir de ellas sean similares en las diferentes comunidades vegetales. A consecuencia de ello la similitud de las mismas debe aumentar de forma semejante a la que comprobamos con el experimento de las perturbaciones (Figura 5.3), y se asegura también el mantenimiento en el pastizal de las especies con semillas capaces de sobrevivir a la ingestión por los herbívoros en una frecuencia más elevada de la que tendrían en ausencia de los herbívoros. En este sentido, se ha culpado a la falta de dispersión por el ganado del empobrecimiento específico, en especial en leguminosas, de algunas áreas dejadas de pastorear (Baker 1989, González-Bernáldez 1991).

5. Conclusiones

Los resultados muestran como hecho más destacado la constatación de que las semillas dispersadas en los excrementos dan lugar a plantas adultas allá donde son

depositados, siempre y cuando las condiciones ambientales permitan el desarrollo de las especies involucradas. A consecuencia de ello, se demuestra que la endozoocoria es capaz tanto de (a) introducir especies antes ausentes de la vegetación como de (b) tener importantes efectos en la vegetación de los puntos en que se depositan los excrementos, aunque sea en comunidades sometidas a pastoreo en que las especies dispersadas en los excrementos existían previamente. En este caso, la dispersión en los excrementos lleva a un cambio en las frecuencias relativas de las especies del pastizal.

Un importante efecto de las deyecciones de los herbívoros proviene de la generación de perturbaciones en las comunidades herbáceas en los puntos en que se depositan y de su recolonización a partir de las semillas dispersadas en el excremento. Mediante este mecanismo se mantiene una mayor densidad de especies en la comunidad vegetal y se genera una diversificación espacial de la misma, debida a la existencia de parches del pastizal con características propias y composición dependiente de las semillas dispersadas en los excrementos. De esta forma, la endozoocoria facilita la permanencia de especies fugitivas en el pastizal gracias a que les facilita una elevada capacidad dispersiva y les asegura la deposición en lugares libres de la competencia de las especies más competitivas. Por ello, la dispersión de semillas en los excrementos de los herbívoros toma para estas especies el valor de dispersión de calidad.

La irregularidad espacial de la dispersión facilita también la diversificación espacial a mediana escala de las comunidades vegetales pastoreadas. Los procesos de perturbación-colonización asociados a los excrementos con semillas pueden variar entre zonas próximas en dos órdenes de magnitud, llevando a que el proceso sea prácticamente despreciable en unas áreas y muy importante en otras. De esta forma, la endozoocoria puede colaborar en la generación de comunidades típicas de zonas pastoreadas por la facilitación de ciertas especies y el desplazamiento de otras.

Por último, la gran capacidad dispersiva que proporciona la endozoocoria, junto con el hecho de que los procesos de colonización de los excrementos sean más dependientes de su contenido de semillas que del medio sobre el que se encuentran, lleva a que la endozoocoria tenga un efecto homogeneizador a escala paisajística. Esta forma de dispersión aumenta el flujo de semillas entre diferentes comunidades vegetales y facilita la pervivencia de ciertas especies, dando lugar a

que las diferentes comunidades pastoreadas de una zona mantengan un parecido mayor entre sí.

Capítulo 7.

El efecto de la endozoocoria sobre las poblaciones vegetales. El caso de *Biserrula pelecinus* y *Cistus ladanifer*

1. Justificación

Los capítulos anteriores tratan en todos los casos la endozoocoria como un proceso de comunidad, que afecta a toda una serie de especies vegetales sincrónicamente. De esta forma se han analizado los efectos de la dispersión por los herbívoros sobre el pastizal y se han alcanzado algunas conclusiones, en su mayoría genéricas, sobre la importancia del proceso para las especies dispersadas ("endozoocoras") o no. A lo largo de estos capítulos se ha tratado sólo de forma marginal las especies que forman cada uno de los grupos.

Sin embargo, no se ha querido acabar el estudio sin llevar a cabo un análisis más detallado del efecto y la importancia de la endozoocoria sobre un par de especies, *Biserrula pelecinus*, y *Cistus ladanifer*. En la selección de ambos casos se han tenido en cuenta tanto la facilidad de trabajo de las especies involucradas, como la importancia de las mismas entre las diseminadas, y su relevancia en las comunidades vegetales estudiadas.

2. Los excrementos de vaca y el éxito de *Biserrula pelecinus* en el pastizal: dispersión, germinación y frecuencia en la vegetación.

La escasez de estudios del efecto de las semillas dispersadas sobre las comunidades vegetales se debe en buena medida a la complejidad impuesta por la longevidad de las especies leñosas estudiadas y los letargos de sus semillas. Algunos estudios desarrollados en comunidades herbáceas han demostrado la efectividad de la dispersión por los herbívoros en la introducción de nuevas especies (Dinerstein 1991, Capítulo 6), o en el aumento de su frecuencia en los pastizales (Welch 1985, Capítulo 6). Se sabe además que las leguminosas son uno de los componentes más nutritivos de los pastizales (Montoya 1983), y que en áreas de clima mediterráneo los mamíferos herbívoros consumen, y dispersan, un elevado número de sus semillas durante la estación seca (Russi *et al.* 1992, Malo 1994).

Biserrula pelecinus L. (serradilla) es una leguminosa típica de los pastizales oligotrofos semiáridos de la alianza *Trifolio-Periballion* de la Península Ibérica, en los que es una de las especies dominantes en áreas sometidas a una presión de pastoreo adecuada (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963, Montoya *et al.* 1988). Se trata de una especie anual de germinación otoñal que produce un elevado número de legumbres al inicio del verano, coincidiendo con el principio de la estación seca. Durante el verano, las legumbres son ávidamente consumidas por los mamíferos herbívoros y las hormigas (*observación personal*). La elección de esta especie para hacer un estudio más detallado estuvo motivada también por (a) el tamaño (1,3 mm.) y la peculiar forma acorazonada de las semillas, de color amarillo, que facilitan su identificación; y (b) la comprobación de que en el Castillo de Viñuelas los excrementos de vaca contienen en verano un gran número de ellas.

2.1 Metodos

2.1.1. Dispersión por el ganado

Se utilizan los datos del contenido de semillas de la especie en las muestras de excrementos recolectadas entre marzo y agosto de 1990 (Tabla 3.1). En este caso se toman los valores obtenidos de las muestras de 6 g. completas y las germinaciones contabilizadas durante cuatro períodos vegetativos octubre-julio (1990-91, 91-92, 92-93 y 93-94). También se incluyen los datos de las muestras de 3 g. recolectadas entre abril de 1991 y junio de 1992, si bien estas muestras fueron cultivadas únicamente durante dos ciclos vegetativos.

Teniendo en cuenta la imposibilidad de romper el letargo de las semillas incluso bajo condiciones óptimas de cultivo, los datos del contenido de semillas de los excrementos infravaloran el mismo (Simpson *et al.* 1989). Las germinaciones en las muestras de excremento de 1990 ocurrieron de forma escalonada entre los cuatro años (74,3%; 11,9%; 7,3% y 6,4% respectivamente), lo que sugiere la persistencia de más semillas germinables en las mismas pese a que el método de germinación en invernadero sirve para detectar la mayoría de las semillas en un único ciclo de germinación (Levassor *et al.* 1990, Ortega 1994). Por su parte, los datos de 1991-1992 se hayan infravalorados en un 16% respecto a los de 1990 por haber sido cultivadas las muestras únicamente durante dos años.

El número total de semillas depositadas anualmente en las cuatro formaciones vegetales más importantes del Castillo de Viñuelas (dehesa, fresneda, matorral mixto y jaral) se ha calculado a partir de los datos de deposición de boñigas entre abril de 1991 y abril de 1992 (Capítulo 4, Anexo IV) y las densidades de semillas presentes en las muestras de excremento tomadas en las mismas fechas.

2.1.2. Capacidad germinativa tras el paso por el tracto digestivo

En julio de 1991 se recolectó excremento fresco de vaca en el momento en que las semillas de *Biserrula pelecinus* eran fácilmente observables en el mismo. El

excremento recolectado se secó al aire y, tras una suave trituración, se extrajeron manualmente las semillas de la especie. En la misma fecha se recolectaron del pastizal legumbres secas de serradilla, cuyas semillas se separaron también manualmente. Una vez aisladas, las semillas se conservaron a temperatura ambiente hasta el momento de su cultivo.

Diez lotes de 20 semillas de cada tipo se pusieron a germinar sobre papel de filtro húmedo en placas petri en una cámara de cultivo. Durante el cultivo se mantuvieron las condiciones de la cámara con 15 horas 30' de luz diaria y temperaturas diurna 24° y nocturna 14°. Las muestras se sometieron a tres ciclos de cultivo de 50 días de duración, entre los cuales se mantuvieron las muestras secas y a temperatura ambiente. Las condiciones de cultivo se establecieron teniendo en cuenta que, en el invernadero, la especie germina principalmente al principio y final de la temporada, con temperaturas altas y fotoperiodo prolongado (*observación personal*). Además, se ha comprobado que en la cámara de cultivo la germinación se produce de una forma explosiva, ocurriendo con temperaturas altas la mayoría de las germinaciones en las primeras tres semanas (Espigares y Peco 1993).

Con objeto de comprobar si el paso de las semillas por el tracto digestivo produce escarificaciones en sus cubiertas que puedan dar origen a variaciones en la germinabilidad (Janzen *et al.* 1985, Catalán 1991), diez lotes de 10 semillas de cada tipo fueron observados con la ayuda de una lupa de 20 aumentos.

2.1.3. Efecto sobre la composición de los pastos

Para el análisis del efecto del crecimiento de la especie en las boñigas de vaca sobre los pastizales, se combinan los datos de frecuencia de la especie en los muestreos del pastizal y las boñigas presentados en el capítulo 6 (Anexo IX) con los de deposición de excrementos de vaca entre mayo y junio de 1991 en los pastizales de dehesa del capítulo 4 (Anexo IV).

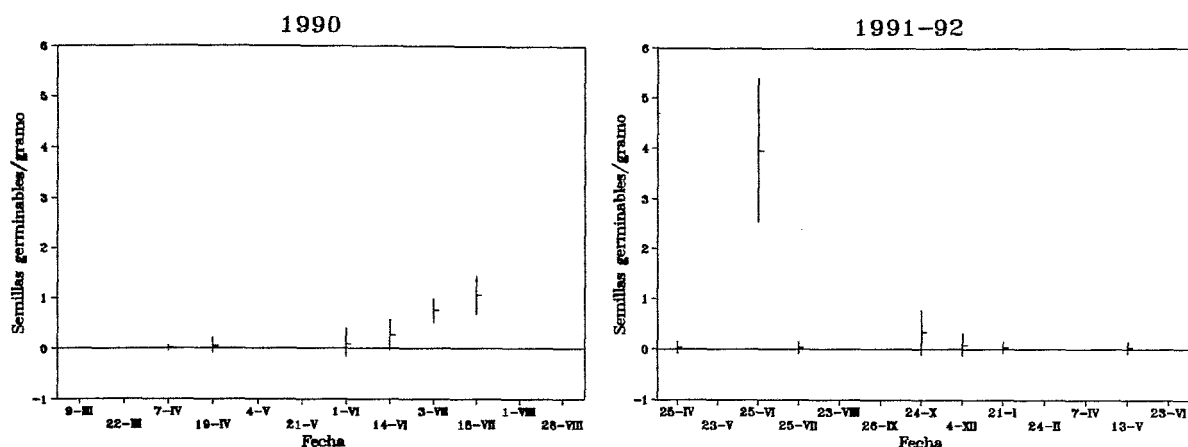


Figura 7.1. Densidad de semillas en el excremento de vaca (media del n° de semillas por gramo de excremento seco \pm desviación típica) durante la primavera de 1990 y entre abril de 1991 y junio de 1992.

2.2. Resultados

2.2 1. Dispersión por el ganado vacuno

El ganado dispersa con sus excrementos un elevado número de semillas de *Biserrula pelecinus*, de una forma marcadamente estacional (Figura 7.1). Las semillas aparecen de forma más o menos esporádica a lo largo de todo el año, pero es apreciable un máximo al principio del verano (casi 4 semillas/g. de excremento seco el 25 de junio de 1991). Se aprecia igualmente una gran variabilidad interanual, con una alta densidad en junio de 1991 (media \pm desviación típica $4,0 \pm 1,5$ germinaciones/g. de excremento seco), baja en 1990 ($0,8 \pm 1,0$) y nula en 1992 ($0,0 \pm 0,0$; Kruskal-Wallis $H=19,2$; $p=0,000$), que parece responder a las fluctuaciones de la población de la serradilla en el pastizal (ver datos de frecuencia en el pastizal en 1991 y 1992 en *Efecto sobre los pastos*).

Combinando los datos de contenido de semillas de *Biserrula pelecinus* del excremento con el volumen defecado en las parcelas de la dehesa y la densidad del excremento seco ($0,37 \text{ g/cm}^3$, Anexo V), las parcelas de 50 m^2 de la dehesa recibieron entre abril de 1991 y abril de 1992 una media de más de 16.000 semillas, oscilando en las distintas parcelas entre 0 y más de 60.000 semillas (Tabla 7.1). Estos valores son equivalentes a 327 y 0-1.203 semillas/ m^2 en los pastizales de la dehesa. En otras formaciones vegetales el número de semillas

Tabla 7.1. Número de semillas de *Biserrula pelecinus* depositadas con los excrementos de vaca en las cuatro formaciones vegetales del Castillo de Viñuelas. En la línea superior se presenta media \pm desviación típica y en la inferior el rango del número de semillas depositado en las parcelas de 50 m² entre abril de 1991 y abril de 1992.

	Matorral	Dehesa	Fresneda	Jaral
Semillas depositadas	6,1 \pm 17,4 0 - 49	16.364,8 \pm 23.150,3 0 - 60.164	2.555,7 \pm 2.358,6 173 - 5.945	0,0 \pm 0,0 0

Tabla 7.2. Porcentaje de germinación (media \pm desviación típica) de las semillas en cada ciclo de cultivo y en el total de los tres, y test de comparación entre los lotes de semillas extraídas de excremento de vaca y de legumbres secas (control). N=20.

	Porcentaje de semillas germinadas			
	1er. ciclo	2º ciclo	3er. ciclo	Total
Excremento	9,50 \pm 5,50	2,72 \pm 3,80	5,22 \pm 4,46	16,50 \pm 7,84
Control	2,50 \pm 2,64	2,58 \pm 5,09	1,55 \pm 2,50	6,50 \pm 5,80
U de Mann-Whitney	87,5	57,0	78,0	86,5
p	0,003	0,534	0,023	0,005

depositadas con los excrementos de vaca es mucho menor, siendo de 170 a 6.000 en las fresnedas (media de 2.556) y prácticamente despreciable en los matorrales mixtos y los jarales. Por otra parte, la densidad de semillas depositadas en las propias boñigas en el mes de junio sería equivalente a unas 6 semillas/cm² (60.000 semillas/m²).

2.2.2. Capacidad germinativa

La mayoría de las semillas de *Biserrula pelecinus* se encuentran en estado aletargado (Tabla 7.2). El paso por el tracto digestivo de la vaca produce un aumento de la germinabilidad de las semillas de la especie (280%, 5% y 153% en cada ciclo de germinación), si bien dicho aumento resultó significativo únicamente en el primer y tercer ciclos. Pese a ello, menos de un sexto de las semillas procedentes de los excrementos germinaron en los tres ciclos de cultivo, y sólo lo hizo una de cada 15 de las extraídas de las legumbres. El porcentaje de semillas de este último tipo germinadas es similar en los tres ciclos (Tabla 7.2, F=0,20; p=0,905 en el test de Friedman), lo que sugiere una rotura progresiva del letargo

Tabla 7.3. Frecuencia de *Biserrula pelecinus* en los inventarios realizados en los 10x10 cm. centrales de las boñigas y en muestras de pastizal de igual tamaño aledañas a ellos en las primaveras de los cuatro años siguientes a su deposición. Las frecuencias seguidas por * son superiores a las de la otra serie con $p < 0,05$ en el test exacto de Fisher, cuya p se presenta en la fila inferior.

	Frecuencia en los inventarios			
	1er. año	2º año	3er. año	4º año
Boñigas	0,051	0,158	0,472*	0,17
Pastizal	0,256*	0,026	0,194	0,17
n	78	76	72	24
p	0,025	0,108	0,013	1,000

en esta especie. La germinabilidad de las semillas procedentes del excremento, por contra, varía entre ciclos de forma marginalmente significativa ($F=5,55$; $p=0,062$), con el máximo en el primer ciclo de cultivo.

Ninguna de las semillas estudiadas ($n=100$ obtenidas de excremento y otras tantas de legumbre) presentaba daños en sus cubiertas perceptibles a 20 aumentos, por lo que el efecto del paso por el tracto digestivo sobre las semillas que lo atraviesan debe ser químico y no su escarificación mecánica.

2.2.3. Efecto sobre los pastos

La frecuencia de la serradilla en los lugares ocupados por los excrementos disminuye de forma significativa en el primer año (80%), pero este efecto se revierte las dos primaveras siguientes, en que esta especie es más frecuente en las áreas en que se depositaron excrementos (aumento del 500% y el 143% respectivamente, Tabla 7.3). La diferencia es significativa en la tercera primavera y no es comprobable el segundo año debido a la baja frecuencia de la especie en el mismo. En el cuarto año, con un número de datos menor, la frecuencia de la especie es idéntica en excrementos y pastizal.

Tomando como referencia la frecuencia de *Biserrula pelecinus* en el pastizal cada uno de los años (dándole el valor arbitrario 100%), al final de los tres primeros años las áreas ocupadas por excrementos alcanzaron una frecuencia media

de 292%, prácticamente el triple pese a la disminución del primer año.

Entre finales de mayo y finales de junio, el mes de máxima dispersión de semillas de *Biserrula pelecinus* en los excrementos, las parcelas de 50 m² recibieron entre 0 y 26 excrementos de vaca (media \pm desviación típica, $10,0 \pm 10,3$) que ocuparon una superficie entre 0 y 1,17 m² ($0,39 \pm 0,41$ m²). La variabilidad es muy grande y muestra una relación estrecha con la distancia al área de descanso de las vacas (Figura 7.2; $r = -0,832$; $p = 0,010$; $n = 8$).

2.3. Discusión

Los resultados muestran que las vacas dispersan un elevado número de semillas de *Biserrula pelecinus*, y que la frecuencia de esta especie aumenta en los pastizales gracias a su desarrollo sobre los excrementos del ganado en que se dispersan sus semillas. Se ha comprobado además que la proporción de semillas germinables aumenta tras el paso por el tracto digestivo de la vaca, aunque la mayoría de las semillas permanecen aletargadas aún si son ingeridas.

Teniendo en cuenta que la vaca apenas tritura elementos del tamaño de las semillas de la especie (Gardener 1993), que la dormancia de las semillas (aprox. el 97,5% de ellas) evita la germinación en el interior del tubo digestivo (Janzen *et al.* 1985), y que aproximadamente el 64% de las semillas de leguminosas aletargadas sobrevive a la digestión (Gardener *et al.* 1993a), la ingestión y dispersión de semillas por las vacas debe generar una mortandad de semillas incluso inferior al 40%. Una vez depositadas en el pastizal, las semillas embebidas en el excremento se hallan a salvo de la predación por hormigas, que recolectan frutos y semillas en la superficie del suelo y sobre las plantas (Louda *et al.* 1990, obs. pers.). Por tanto, la pérdida de semillas generada por la endozoocoria puede ser beneficiosa para la especie incluso bajo tasas de predación de semillas intermedias (Milton y Dean 1993).

Un hecho interesante es que el desarrollo de dormancias puede verse favorecido por la dependencia respecto de ellas de las semillas ingeridas por los herbívoros, lo que puede llevar a que las poblaciones de serradilla posean un banco de semillas exageradamente persistente. Debido a ello, las semillas dispersadas endozoócoramente pueden verse beneficiadas por la digestión parcial de sus cubiertas (Pijl 1982, Russi *et al.* 1992c). Los porcentajes de germinación de las

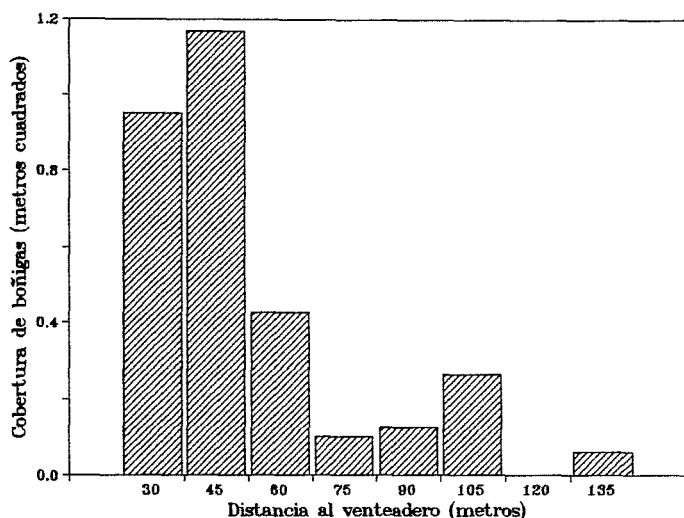


Figura 7.2. Superficie ocupada por boñigas de vaca entre el 23-V y el 25-VI de 1991 en las 8 parcelas de 50 m² establecidas en la dehesa y relación con su distancia al venteadero.

semillas de *Biserrula pelecinus* observados en la cámara de cultivo muestran que las semillas de esta especie depositadas en una gran densidad (más de 1 por cm²) en un excremento persistirían largo tiempo, y podrán dar lugar a agrupaciones de la planta mucho tiempo después de la disgregación de las boñigas. Si los datos obtenidos en la cámara de cultivo fuesen extrapolables al campo, serían necesarios cerca de 30 años para que germinasen el 50% de una cohorte de semillas procedentes de legumbre y no menos de 10 para el caso de las semillas procedentes de excrementos. La posesión de letargos permite la persistencia interanual de semillas en el reservorio del suelo, y les confiere a las especies una dispersión temporal que se considera beneficiosa para las mismas, si bien la probabilidad de predación o pérdida de viabilidad de las semillas también aumenta (Fenner 1985, Louda 1989, Russi *et al.* 1992c). Por tanto, la aceleración de la germinación tras el paso por el tracto digestivo posiblemente sea positiva para *Biserrula pelecinus* dada su condición de terófito que crece en una comunidad vegetal que se regenera anualmente de semilla (Pineda *et al.* 1981, Espigares y Peco 1993).

Tras ser depositadas, las semillas quedan en disposición de germinar cuando las condiciones sean adecuadas y tienen la ventaja de que la digestión parcial de las cubiertas facilita su germinación. La germinación no es muy abundante en los excrementos en el primer año por su carácter hidrófobo (Lobo y Veiga 1990,

Lumaret *et al.* 1992), pero esta situación se revierte en los dos años siguientes y da lugar a un aumento de la frecuencia de la serradilla en el pastizal.

El efecto de este aumento de la frecuencia de *Biserrula pelecinus* sobre el conjunto de las comunidades del Castillo de Viñuelas no es cuantitativamente muy importante, aunque en las áreas más frecuentadas sí pueda serlo. En los pastizales de la dehesa, los que más semillas reciben, poco más de 300 semillas de la especie son depositadas anualmente por metro cuadrado con los excrementos de vaca, aunque en las áreas más frecuentadas este valor llegue a cuadruplicarse. Por contra, los matorrales (jarales y otros) apenas reciben semillas dispersadas endozoócoramente, y las fresnedas poco más de 50 semillas/m². En los bancos de semillas de los pastizales de dehesa de la finca hay aproximadamente 2.345 semillas de *Biserrula pelecinus* por metro cuadrado (Ortega 1994), por lo que las semillas llegadas en los excrementos de vaca representarían un 13% de media y alrededor del 50% en algunas áreas si el banco de semillas se formase en un año. Dada la comprobada persistencia de las semillas en estado aletargado, estos valores deben ser en realidad mayores. Puntualmente, las boñigas generan agrupaciones de semillas con el equivalente a 60.000 semillas/m², lo que muestra el fuerte componente espacial de la deposición de semillas con los excrementos y lleva a pensar que una importante fracción de las presentes en el suelo pueda tener su origen en antiguas deposiciones de los herbívoros. Además, se ha comprobado que los otros ungulados de la finca dispersan también semillas de *Biserrula pelecinus* en sus excrementos (Capítulos 3 y 6)

La superficie de pastizal de dehesa ocupada por excrementos en un mes ronda el 2% en las partes más frecuentadas por el ganado, y es inferior al 0,7% de media. Suponiendo que el incremento en la frecuencia de *Biserrula pelecinus* sea extensible a los excrementos depositados a lo largo de los dos meses de máxima dispersión (Figura 7.1), y teniendo en cuenta que el efecto producido se acerca a la triplicación de la frecuencia de la especie durante tres años en una escala de 10x10 cm., sólo un 8% de la frecuencia de la serradilla en el conjunto del pastizal sería achacable al aumento de frecuencia sobre los excrementos. Esta cifra se elevaría hasta el 20% en las áreas más frecuentadas por las vacas pero no sometidas a una perturbación excesiva. De estos datos, que deben tomarse con cautela por provenir de una serie de experimentos independientes, muestran que la endozoocoria puede jugar un papel importante en las poblaciones de *Biserrula pelecinus* en áreas de intenso uso ganadero.

Un hecho relevante en la interpretación de estos datos es que el estudio se ha llevado a cabo en un pastizal sometido a una explotación ganadera continuada durante los últimos siglos. En especial, el letargo presentado por una mayoría de las semillas lleva a que el sistema tenga una gran inercia debido al banco de semillas del suelo (Louda 1989). Por ello, los puntos del pastizal utilizados como control pueden haber estado ocupados anteriormente por una boñiga cuyos efectos ya no son visibles pero todavía actúan a través del banco de semillas. En el caso de pastizales sin explotar ganaderamente, se ha mostrado anteriormente la posibilidad de que abonados con excremento rico en semillas de *Biserrula pelecinus* similares a los producidos por el redileo del ganado lleven al establecimiento de la especie con frecuencias entre 6-50% en muestreos de 10x10 cm. (Capítulo 6). A la luz de estos resultados, la asociación de la serradilla con una explotación ganadera basada en el redileo (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1968, Montoya *et al.* 1988), quizás pueda explicarse como el resultado de la adición de las semillas de la especie junto con el excremento del ganado.

3. El ciervo y la reproducción de la jara (*Cistus ladanifer*): dispersión endozoócora, germinación, establecimiento y supervivencia de plántulas.

Cistus ladanifer, jara pringosa, jara negra o simplemente jara por ser la especie más abundante del género *Cistus* en la Península Ibérica, es un arbusto típico de los matorrales sobre sustratos ácidos pobres de la la península, sur de Francia y norte de Africa. En estas áreas forma matorrales con frecuencia prácticamente monoespecíficos en áreas en que el bosque de *Quercus* esclerófilos ha sido degradado, estableciéndose como matorrales con una gran resiliencia fruto de la alta combustibilidad de las masas envejecidas de la especie (Rivas-Martínez 1979, Izco 1984, Castroviejo *et al.* 1986-1993). La ausencia de regeneración bajo las plantas adultas y la senescencia de las mismas a partir de los 12-15 años de vida promueve su dependencia respecto de perturbaciones e incendios, y es origen del carácter coetáneo de las plantas que forman los jarales (Alonso *et al.* 1992, Roy y Sonié 1992).

La jara florece al principio de la primavera, y sus frutos, cápsulas formadas por diez valvas (trompos), maduran al inicio del verano. Las cápsulas se abren parcialmente una vez que los frutos se secan, permitiendo la dispersión de sus semillas por el viento a lo largo del verano y el inicio del otoño (Talavera *et al.* 1993). En esta época los ciervos se alimentan profusamente de los trompos de jara (Rodríguez 1978a, Soriguer *et al.* 1994), y dispersan un importante número de semillas en sus excrementos. La germinación de las jaras tiene lugar de forma natural al inicio del otoño (Talavera *et al.* 1993, obs. pers.), si bien se ve favorecida por la quema o la destrucción de la vegetación (Alonso *et al.* 1992, Valbuena *et al.* 1992)

Una serie de hechos recomendaron la realización de pruebas específicas sobre la dispersión de semillas de jara en los excrementos de ciervo y su efecto sobre las comunidades vegetales: (a) desde el inicio del estudio se pudo comprobar que los excrementos de ciervo de verano contenían un elevado número de semillas de la especie, que llegaban a ser visibles en los mismos, (b) en otoño e invierno es posible encontrar en los pastizales del Castillo de Viñuelas plántulas de jara germinando de los excrementos de ciervo, (c) la jara es la especie dominante y casi exclusiva de los matorrales de la finca, (d) la invasión de los pastizales por las jaras es uno de los procesos más determinantes de la estructura y dinamismo de la vegetación del área de estudio, ya que obliga a la roturación periódica de una importante porción de los mismos, y (e) la mayoría de los estudios sobre la ecología reproductiva de la jara se enfocan hacia la relación de ésta con los incendios, y en ningún caso al efecto que puedan tener los herbívoros como dispersantes de sus semillas. Por todo ello se consideró importante, además de cuantificar la cantidad de semillas dispersadas por los ciervos, estudiar el efecto del paso de las semillas por el tracto digestivo de este animal en la germinación y establecimiento de la especie.

3.1. Métodos

3.1.1. Dispersión de semillas de jara en los excrementos de ciervo

Se utilizan los datos del contenido de semillas de la especie en las muestras de excrementos recolectadas entre febrero y agosto de 1990 (Tabla 3.1.). En este caso

se toman los valores obtenidos de las muestras de 6 g. completas y las germinaciones contabilizadas durante cuatro períodos vegetativos octubre-julio (1990-91, 91-92, 92-93 y 93-94). También se incluyen los datos de las muestras de 3 g. recolectadas entre abril de 1991 y junio de 1992, si bien estas muestras fueron cultivadas únicamente durante dos ciclos vegetativos.

Las germinaciones en las muestras de excremento de 1990 ocurrieron de forma escalonada entre los cuatro años, con un valor mínimo el último año (77,9%; 3,8%; 17,9% y 0,4% respectivamente). Esto sugiere la persistencia de pocas semillas germinables en las mismas después del último ciclo de cultivo, aunque es muy posible que algunas semillas hayan pasado inadvertidas. Teniendo en cuenta los porcentajes de germinación observados en estas muestras, los datos de la recolección de 1991-1992 podrían estar infravalorados en cerca de un 25% respecto a los de 1990 por haber sido cultivadas las muestras únicamente durante dos años. Esta aproximación es en todo caso poco fiable, por cuanto la germinación de jaras en las muestras de 1990 durante el segundo año fué muy reducida y no así en las muestras de 1991-92 (76,4% y 23,6% los dos años respectivamente).

El número total de semillas depositadas anualmente en las cuatro formaciones vegetales se ha calculado a partir de los datos de deposición de excrementos entre abril de 1991 y abril de 1992 (Capítulo 4, Anexo IV) y de las densidades de semillas presentes en las muestras de excremento tomadas en las mismas fechas (Anexo I).

3.1.2. Dispersión anemócora de las semillas de jara

Con objeto de cuantificar la distancia que pueden alcanzar las semillas de jara sin la colaboración de los herbívoros se realizó un prueba de dispersión mediante la instalación de trampas de semillas.

El 2 de julio de 1993 se instalaron cuatro series de 8 trampas de semillas a distancias progresivamente mayores del borde de un jaral del Castillo de Viñuelas. Las trampas se instalaron bajo el propio jaral y a 0, 10, 30, 70, 150, 310 y 630 cm. del borde del jaral, aprovechando un cortafuegos. Esta localización se escogió por su carácter de límite bien definido de la formación arbustiva y por estar

formado por plantas perfectamente desarrolladas (cerca de 2 m. de altura) y en plena fructificación. Las trampas consistían de un vaso de 7,1 cm. de diámetro con el borde colocado 2 cm. sobre la superficie del suelo y provisto de un pequeño embudo interior que impedía la salida por el viento de los objetos caídos en el interior. El contenido de las trampas fué vaciado quincenalmente hasta el 10 de septiembre, y el número de semillas presentes contabilizado con la ayuda de una lupa de 10 aumentos.

A la vez se llevó a cabo un muestreo con objeto de estimar la densidad de semillas producidas por el jaral. En 10 cuadrados de 50x50 cm. al azar dentro del jaral se contabilizaron los trompos de jara presentes. Seguidamente se recolectaron trompos de jara para analizar la proporción de ellos sanos y para contabilizar (en 8 trompos) el número de semillas producidas.

3.1.3. Germinabilidad tras el paso por el tracto digestivo

A finales de julio de 1991 se recolectaron en la Majada de las Vacas excrementos de ciervo recién depositados, en el momento en que las semillas de jara eran fácilmente observables en el mismo. El excremento recolectado se secó al aire, y tras una suave tritución, se extrajeron manualmente las semillas de la especie. En la misma fecha se recolectaron en el jaral trompos maduros de jara, a los que se extrajeron manualmente las semillas. Una vez separadas, éstas se conservaron a temperatura ambiente hasta el momento de su cultivo.

De igual forma que con las semillas de *Biserrula pelecinus*, diez lotes de 20 semillas de cada tipo sacadas al azar se pusieron a germinar en una cámara de cultivo sobre papel de filtro húmedo dentro de placas petri. El cultivo se llevó a cabo junto con el de las semillas de *Biserrula pelecinus*, y por tanto con 15 horas 30' de luz diaria y temperaturas diurna 24° y nocturna 14°. Las muestras se sometieron a tres ciclos de cultivo de 50 días de duración, entre los cuales se mantuvieron las muestras secas y a temperatura ambiente. *Cistus ladanifer* germina en el invernadero también al principio y final de la temporada, con temperaturas altas y fotoperiodo prolongado, aunque de una forma más explosiva que *Biserrula pelecinus* (observación personal).

Igual que en el caso de *Biserrula pelecinus*, diez lotes de 10 semillas extraídas de excrementos y otros tantos de semillas tomados de plantas fueron

observados con ayuda de una lupa de 20 aumentos para comprobar si el paso por el tracto digestivo del ciervo había producido escarificaciones en las cubiertas de las semillas.

3.1.4. Germinación y supervivencia de plántulas bajo condiciones naturales

Los patrones de germinación de las semillas de *Cistus ladanifer* bajo condiciones naturales se estudiaron por cultivo de excrementos de ciervo recolectados del campo en verano y de semillas extraídas manualmente de trompos de jara. En agosto de 1990 se recolectaron excrementos de ciervo de la Majada de las Vacas y trompos de jara no atacados por parásitos en los jarales próximos. Los excrementos y semillas se mantuvieron a temperatura ambiente hasta el momento de su cultivo.

En otoño se pusieron a cultivar, en los 12x16 cm. centrales de macetas de 24 cm. de diámetro y 22 cm. de profundidad llenas de arcosa, cuatro lotes de semillas (100, 200, 500 y 1.000 semillas) extraídas de los trompos de jara y dos series de excrementos, una compuesta por 50 excrementos dispuestos en filas y separados entre sí 1 cm. y otra de unos 90 excrementos amontonados de forma similar a como quedan tras su deposición por este animal. Las macetas se pusieron en una azotea y se dejaron bajo las condiciones atmosféricas, no suministrándoseles en ningún caso riego complementario.

Las germinaciones que tuvieron lugar se contabilizaron semanalmente, marcándose cada una mediante una pequeña anilla de plástico (4 mm. de diámetro y 2,5 mm. de altura) numerada con la fecha a fin de tener un seguimiento preciso de las mismas. Las plántulas se controlaron semanalmente, obteniéndose al final para cada una un registro de su fecha de germinación y muerte. Para estos recuentos se estableció como fecha de germinación el momento en que los dos cotiledones se abren y pierden los restos de la testa de la semilla, y como fecha de defunción el momento en que la pérdida de turgencia de las hojas es tal que la planta ya no es capaz de rehidratarse aunque se produzcan precipitaciones. El recuento de germinaciones y su control semanal se llevó a cabo a partir del otoño de 1990 en los 5 años posteriores al inicio del cultivo (1990-91, 1991-92, 1992-93, 1993-94 y 1994-95).

A partir del otoño de 1991 se inició otro experimento, bastante similar al anterior, con el que se pretendía analizar también el efecto del disgregado de los excrementos en la germinación de las semillas contenidas en ellos. En agosto de 1991 se recolectaron de nuevo en la zona de la Majada de las Vacas excrementos de ciervo cargados de semillas de jara y trompos de las plantas. En otoño se sembraron cuatro macetas, de 15x14 cm. y 15 cm. de profundidad, llenas de arena de río con excrementos de ciervo y otras cuatro con semillas obtenidas de las plantas. Las semillas sueltas se sembraron en cuatro densidades (100, 200, 500 y 1.000 semillas), y en cada una de las macetas preparadas con excrementos se pusieron 20 g. ($\pm 0,05$ g) de éstos. Los excrementos se sometieron a cuatro niveles diferentes de disgregación: enteros, aplastados pero que mantenían su integridad, reducidos a fragmentos, y triturados y pasados por un tamiz de 4 mm. de luz. Una segunda serie de macetas similar a ésta se preparó sustituyendo la arena por tepes de pastizal dominado por *Poa bulbosa*, si bien el seguimiento continuo de las germinaciones en ellas no pudo llevarse a cabo por la dificultad de hacer los recuentos por el crecimiento de la hierba.

Con objeto de conocer el contenido real de semillas de los excrementos utilizados en este experimento y el porcentaje de semillas tomadas de la planta que son viables, se cultivaron diez muestras de 3 g. del excremento de ciervo mezcladas con 20 g. de tierra estéril y otras diez muestras de 100 semillas recolectadas de planta en placas petri. Ambos tipos de muestras se sometieron a los mismos tres ciclos de germinación de 50 días en la cámara de cultivo que las semillas referidas anteriormente.

Las macetas preparadas con semillas y excrementos se pusieron al aire libre y el número de plántulas vivas se contabilizó con una periodicidad quincenal. En este caso no se llevó un control individualizado de las germinaciones por su laboriosidad y por el hecho de que la germinación tiene lugar casi exclusivamente en un único pulso otoñal, con las primeras lluvias intensas. Debido a ello, el número máximo de plántulas presentes en una muestra a lo largo del ciclo vegetativo es un buen predictor del número total de semillas germinadas en dicha muestra. En las muestras de 1990, en las que se han controlado las semillas individualmente, esta relación ha sido muy estrecha los cuatro años de estudio (coeficiente de correlación de Pearson: $r=0,991$; $n=20$; $p=0,000$), contabilizándose de media en el momento que más plántulas había un 89,9% del total germinado en el año.

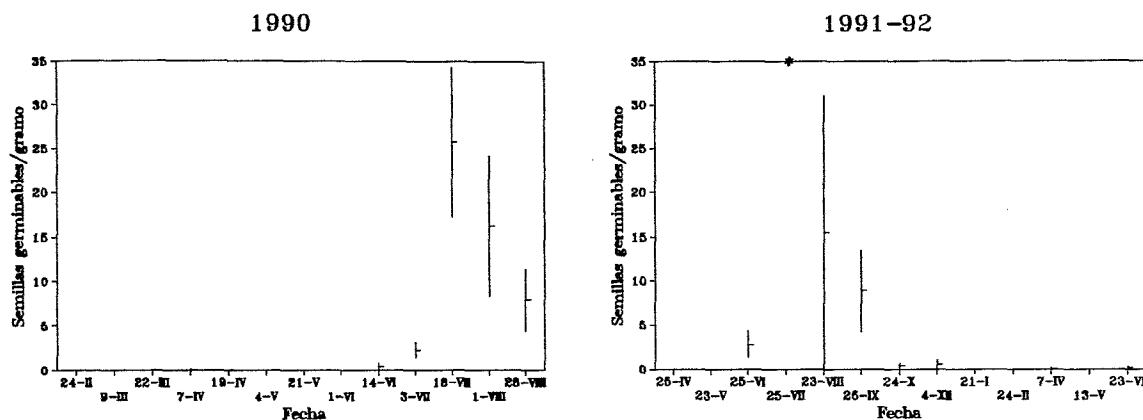


Figura 7.3. Densidad de semillas (media \pm error típico) de *Cistus ladanifer* presentes en los excrementos de ciervo a lo largo de los períodos febrero-agosto de 1990 y abril de 1991-junio de 1992. El valor del 25-VI de 1991 (*: $80,5 \pm 41,9$) se omite para clarificar la representación gráfica.

3.2. Resultados

3.2.1. Dispersión de semillas

Los ciervos dispersan en sus excrementos un gran número de semillas de jara, y lo hacen principalmente en el período estival coincidiendo con la producción de estas semillas y con el agostamiento de la vegetación herbácea de la finca (Figura 7.3). No obstante, es posible encontrar algunas semillas de jara en los excrementos de invierno debido a que parte de los trompos de jara no se abren completamente y retienen cierta proporción de semillas, por lo que los animales tienen acceso a algunas semillas fuera de la época de su producción.

Un total de 5.496 jaras germinaron de las muestras de excremento de ciervo puestas a cultivar (926 g. de excremento seco), la mayoría de las cuales nacieron de muestras recolectadas en los meses de julio y agosto. En estas fechas son normales densidades de semillas en los excrementos superiores a las 10 semillas por gramo de excremento seco, llegándose a más de 80 semillas/g. de media en las muestras de julio de 1991 e incluso a más de 350 semillas/g. en una muestra.

A consecuencia de ello el número de semillas depositado anualmente en las diferentes formaciones vegetales de la finca es muy elevado (Tabla 7.4). A partir de los datos del peso de excremento de ciervo recolectado de las parcelas entre

Tabla 7.4. Número de semillas de *Cistus ladanifer* depositadas con los excrementos de ciervo en las cuatro formaciones vegetales del Castillo de Viñuelas. En la línea superior se presenta media \pm desviación típica, y en la inferior el rango del número de semillas depositado en las parcelas de 50 m² entre abril de 1991 y abril de 1992.

	Matorral	Dehesa	Fresneda	Jaral
Semillas	8.588 \pm 7.675	8.825 \pm 7.436	7.462 \pm 6.127	2.570 \pm 2.442
depositadas	3.873 - 25.322	741 - 24.765	1.045 - 18.650	557 - 5.108

abril de 1991 y abril de 1992 y de las densidades de semillas encontradas en cada fecha, se comprueba que las parcelas de 50 m² de los matorrales mixtos, las dehesas y las fresnedas recibieron entre 7.500 y 8.800 semillas, equivalentes a 150-176 semillas de jara por metro cuadrado y año. Resulta llamativo que, de acuerdo con estos datos, el número de semillas depositado en los jarales (51 semillas/m²) es apenas un tercio que el recibido por las otras formaciones vegetales. De acuerdo con los datos de contenido de semillas en los excrementos de ciervo en 1990, parece lógico suponer que en otros años el número de semillas de jara depositadas con los excrementos de ciervo sea aproximadamente un tercio que el calculado con los datos de 1991-92.

Frente a estos resultados, la prueba de dispersión de semillas por barocoria/anemocoria muestra que las semillas de jara caen en su mayoría en las proximidades de las plantas que las producen. Únicamente se recolectaron semillas de jara en las trampas ubicadas en el interior del jaral y en aquéllas a 0 y 10 cm. de distancia de su límite. En las trampas se recolectaron el equivalente a 379 ± 163 semillas/m² (media \pm error típico) dentro del jaral, 189 ± 189 semillas/m² en el borde y 189 ± 121 a 10 cm. del mismo. Estos resultados tienen un valor orientativo y han de tomarse con precaución, por cuanto las densidades de semillas recogidas en las trampas no se corresponden con la producción de las mismas en el jaral, muy posiblemente por el carácter agregado de la dispersión. La producción de semillas de los $63,6 \pm 8,4$ trompos/m² (n=10 muestras) del jaral es de 12.157 semillas/m², teniendo en cuenta que tan sólo el 41% de ellos (n=89) no es destruido por los insectos y que la producción de semillas por trompo es de 415 ± 67 (n=8).

Tabla 7.5. Porcentaje de germinación (media \pm desviación típica) de las semillas en cada ciclo de cultivo y en el total de los tres, y test de comparación entre los lotes de semillas extraídas de excrementos de ciervo y de trompos recogidos de la planta (control). N=20.

	Porcentaje de semillas germinadas			
	1er. ciclo	2º ciclo	3er. ciclo	Total
Excrementos	46,0 \pm 11,0	8,95 \pm 8,13	5,58 \pm 10,1	54,0 \pm 8,76
Control	30,5 \pm 7,62	4,36 \pm 5,48	2,17 \pm 3,53	35,0 \pm 7,82
U de Mann-Whitney	88,5	66,0	54,5	96,0
p	0,003	0,204	0,675	0,000

3.2.2. Germinación bajo condiciones controladas

En la cámara de cultivo algo más de un 30% de las semillas extraídas de los trompos de jara germinaron durante el primer ciclo de cultivo, llegándose hasta el 35% de las semillas germinadas después de los tres ciclos de germinación a que se sometieron (Tabla 7.5). El paso por el tracto digestivo de los ciervos aumentó el porcentaje de semillas germinables hasta un 46% en el primer ciclo y un 54% en el conjunto de los tres. El aumento de germinabilidad se hace patente en los tres ciclos de cultivo, si bien la diferencia únicamente es significativa en el primero y en el conjunto (test de la U de Mann-Whitney: $p < 0,05$; Tabla 7.5).

Tanto en las semillas extraídas de los excrementos como en las obtenidas de la planta se observa que la germinación mayoritaria tiene lugar en el primer ciclo de cultivo, reduciéndose posteriormenete este valor de una forma muy apreciable (Tabla 7.5; $F=15,4$ y $F=15,0$ en las muestras de excrementos y control respectivamente en el test de Friedman entre los ciclos de cultivo; $n=10$; $p < 0,01$).

Sólo una de las 100 semillas extraídas de los excrementos de ciervo observadas con ayuda de la lupa presentaba daños en sus cubiertas, encontrándose éstas desgarradas y tanto el embrión como los cotiledones destruídos. Este $1,0 \pm 1,0\%$ (media \pm error típico) de semillas alteradas tras el paso por el tracto digestivo del ciervo no se diferencia del $0,0 \pm 0,0\%$ encontrado en los diez lotes de 10 semillas extraídas directamente de los trompos de jara ($U=55$; $p > 0,5$). Por

Tabla 7.6. Número de germinaciones de *Cistus ladanifer* en las macetas con excrementos de ciervo y con semillas recolectadas de planta en los cinco ciclos vegetativos controlados (1990-91 a 1994-95).

	Ciclos vegetativos					Total
	1º	2º	3º	4º	5º	
Excrementos						
50	53	23	0	2	2	80
Montón	78	54	2	9	6	149
Total	131	77	2	11	8	229
Semillas libres						
100	18	6	0	0	0	24
200	36	6	2	0	0	44
500	79	22	1	3	0	105
1.000	139	49	3	8	2	201
Total	272	83	6	11	2	374

tanto, de igual forma que en el caso de *Biserrula pelecinus*, el aumento de germinabilidad de las semillas defecadas por los ciervos debe tener su origen en una alteración química de las cubiertas cuyo resultado no es perceptible a 20 aumentos.

3.2.3. Germinación bajo condiciones naturales

Un total de 374 semillas de las 1.800 sembradas procedentes de los trompos de jara germinaron a lo largo de los cinco años posteriores a la siembra del experimento iniciado en 1990 (Tabla 7.6). Como en la cámara de cultivo, la mayor parte de las germinaciones tuvo lugar en el primer período propicio para ello, si bien bajo condiciones naturales se observa que la germinación tiene lugar de una forma algo más escalonada que bajo condiciones forzadas. Además, la mayoría de las germinaciones (un 96%), ocurrieron en otoño-invierno, y sólo una pequeña porción de las plántulas emergieron en primavera.

Tabla 7.7. Máximo número de plántulas contabilizadas en una fecha en las macetas sembradas con excrementos de ciervo sometidos a distintos grados de disgregación y en las macetas sembradas con semillas recolectadas de la planta en los cuatro ciclos vegetativos estudiados (1990-91 a 1994-95).

	Ciclos vegetativos				Total
	1º	2º	3º	4º	
Excrementos					
Enteros	174	54	65	22	315
Aplastados	264	140	125	50	579
Troceados	416	224	137	28	805
Triturados	474	259	128	26	887
Semillas libres					
100	15	18	27	4	64
200	27	20	16	6	69
500	78	57	30	12	177
1.000	153	91	57	30	331
Total	273	186	130	52	641

Las germinaciones en los excrementos de ciervo (229) tuvieron lugar de forma más escalonada entre años que las de las semillas libres (Tabla 7.6, agrupando 3er. 4º y 5º años por el pequeño tamaño muestral: $\chi^2=15,7$; 2 g.l.; $p<0,01$), llevando incluso a que el número de plantas germinadas de ellos en el quinto año sea superior pese a que el número total germinado de los excrementos durante los 5 años es un 40% inferior al germinado del tratamiento contrario. La germinación en los excrementos ocurre también de forma prioritaria en otoño-invierno (89,5%), aunque la porción de plantas germinadas en primavera es significativamente mayor que en las semillas procedentes de la planta ($\chi^2=10,9$; 1 g.l.; $p<0,01$).

Los resultados del número máximo de plantas presentes en las macetas sembradas en 1991 se contraponen en parte con los anteriores y muestran el efecto de dispersión temporal a que puede dar lugar la diseminación de semillas en los excrementos de ciervo (Tabla 7.7).

Excepto en las muestras de excrementos aplastados ($\chi^2=3,63$; 3 g.l.; n.s.), la germinación está más concentrada en el primer año en todas las muestras de excrementos que en las de semillas libres ($\chi^2=19,4$; 22,3 y 36,1 en los excrementos enteros, troceados y triturados respectivamente; 3 g.l. y $p<0,01$ en todos los casos). Además, la germinación es algo más escalonada entre años en la muestra de excrementos aplastados que en la de enteros ($\chi^2=9,3$; 3 g.l.; $p<0,05$), y mucho más concentrada en el primer año en las dos muestras más disgregadas que en la de excrementos enteros ($\chi^2=18,8$ y 28,2 en los excrementos troceados y triturados respectivamente; 3 g.l.; $p<0,01$ en ambos casos) y en la de excrementos aplastados ($\chi^2=23,8$ y 39,9; 3 g.l.; $p<0,01$).

Un hecho interesante es que el número de semillas germinadas en las muestras de excrementos en los cuatro años es tanto mayor cuanto más intensa fué su disgregación (Tabla 7.7). Dado que el número de semillas sembradas en las cuatro macetas fué similar, el número de semillas remanentes en las muestras de los excrementos más enteros es mayor y puede dar lugar a germinaciones durante más años. De hecho, el cuarto año ya se contabilizaron más plantas en las muestras de excrementos aplastados que en las dos muestras más disgregadas.

De las muestras de excremento de jara puestas a germinar en la cámara de cultivo se arrancaron en los tres ciclos de cultivo 1.571 plantas (media \pm desviación típica, $157,1 \pm 54,7$ por muestra), lo que equivale a 52,4 semillas por gramo de excremento utilizado para preparar las macetas. Por tanto, con los excrementos de ciervo más o menos disgregados se sembraron aproximadamente 1.047 semillas germinables en cada maceta. Teniendo en cuenta que el número máximo de plantas contabilizadas en una muestra es aproximadamente el 89,9% de las semillas germinadas en la misma, en las muestras de excrementos (según grados de disgregación) debieron germinar en los cuatro años un total de 350, 644, 895 y 987 semillas, lo que representa el 33%, 62%, 85% y 94% de las semillas inicialmente puestas en las macetas. Por tanto, si las semillas mantienen su viabilidad, en los excrementos enteros quedarían después de 4 años dos tercios de las semillas en disposición de germinar, y únicamente un 6% en los excrementos triturados.

En las 10 placas petri con 100 semillas de jara recolectadas de la planta germinaron 280 semillas, mostrando que el $28,0 \pm 5,2$ por ciento de las semillas sacadas de la planta se encontraban en estado germinable. En las muestras puestas a la intemperie (1.800 semillas) germinaron 641 semillas, lo que representa un

35% de las mismas, es decir, más de las detectadas como germinables en la cámara de cultivo y exactamente el porcentaje detectado en las muestras de 20 semillas del experimento anterior (Tabla 7.5).

3.2.4. Supervivencia de las plántulas

En el rango de densidades de germinaciones manejado en el experimento no se han detectado efectos en la supervivencia de las plántulas relacionados con la densidad. El primer año, en el que se encontraron las máximas densidades (139 germinaciones en la muestra de 1.000 semillas libres), la supervivencia de las plántulas fué algo superior en las muestras con mayor densidad, si bien las diferencias no son significativas (Kruskal-Wallis $H=6,04$; n.s.). Este hecho parece deberse al aumento con el número de germinaciones de la probabilidad de que alguna plántula sobreviva hasta el siguiente período húmedo, con lo que su esperanza de vida se alarga de forma muy considerable (Anexo XIII). En años posteriores, con densidades de germinaciones mucho menores, se han encontrado patrones más erráticos por la supervivencia muy prolongada de algunas plántulas. Por ello, se tratan los datos de supervivencia de las germinaciones de forma conjunta entre las cuatro densidades de semillas sembradas y las dos de excrementos.

La supervivencia de las plántulas nacidas en los excrementos de ciervo es significativamente superior a la de las nacidas de semillas libres en el primer, tercer y quinto años (Tabla 7.8). Sin embargo el segundo año la situación se invierte, y la supervivencia de las plántulas nacidas de los excrementos es significativamente menor que la de las plántulas procedentes de semillas tomadas de la planta. Este hecho es debido a una baja supervivencia de las 23 plántulas nacidas de la muestra de 50 excrementos aislados, que de forma única entre los años estudiados fué significativamente inferior a la encontrada en las plántulas (54) de la muestra de 90 excrementos amontonados (medianas de 1 y 4 semanas respectivamente, $U=177,5$; $p=0,000$). Las plántulas nacidas en esta última muestra y las provenientes de semillas libres presentaron una supervivencia estadísticamente indistinguible (mediana de 4 semanas en ambos casos, $U=1.148,5$; n.s.).

Tabla 7.8. Supervivencia en semanas (mediana, media \pm error típico y tamaño muestral) de las plántulas de *Cistus ladanifer* germinadas sobre excrementos y a partir de semillas libres en los cinco ciclos vegetativos considerados (1990-91 a 1994-95), y test de comparación entre ambas series de datos. Se señalan con asteriscos las medianas significativamente superiores en el test de la U de Mann-Whitney: **, $p < 0,01$; *, $p < 0,05$.

	Ciclos vegetativos				
	1º	2º	3º	4º	5º
Excrementos	3,0** 3,06 \pm 0,22 n=131	3,0 4,55 \pm 0,77 n=77	15,0* 15,0 \pm 2,0 n=2	10,0 9,09 \pm 1,01 n=11	7,0* 7,62 \pm 1,10 n=8
Semillas libres	2,0 2,09 \pm 0,06 n=265	4,0** 5,74 \pm 0,80 n=81	3,0 2,83 \pm 0,54 n=6	10,0 8,82 \pm 0,52 n=11	4,5 4,50 \pm 0,50 n=2
U de Mann-Whitney	22.484	2.217	12	69	15,5
p	0,000	0,001	0,039	0,530	0,046

Ninguna planta germinada en las muestras de ambos experimentos sobrevivió el estiaje del verano del año en que nació. Con frecuencia algunas plantas sobrevivieron hasta mediados de julio, pero perecieron antes del inicio de las lluvias otoñales. Esto no indica que las plantas sean incapaces de establecerse, sino que las condiciones de cultivo impuestas debían ser algo más restrictivas que las naturales y que el establecimiento de nuevas plantas puede estar muy condicionado por la ocurrencia de precipitaciones estivales.

Las curvas del número de plántulas vivas a lo largo de los tres primeros ciclos vitales en las muestras de semillas libres y de excrementos más o menos disgregados (Figura 7.4) refuerzan parte de lo visto en los seguimientos individualizados de las germinaciones.

En estas gráficas puede verse que la germinación otoñal tiene lugar de forma explosiva tras las primeras precipitaciones intensas, y que posteriormente las plántulas van muriendo, muchas veces de forma brusca, coincidiendo con los períodos de sequía. Es importante señalar que una fracción muy importante de las plántulas mueren debido a la sequía invernal en enero, mes en que son frecuentes las situaciones anticiclónicas con viento Norte desecante. Unicamente en el ciclo de cultivo de 1991-92 se produjo una segunda germinación en junio propiciada por la elevada pluviosidad del citado mes.

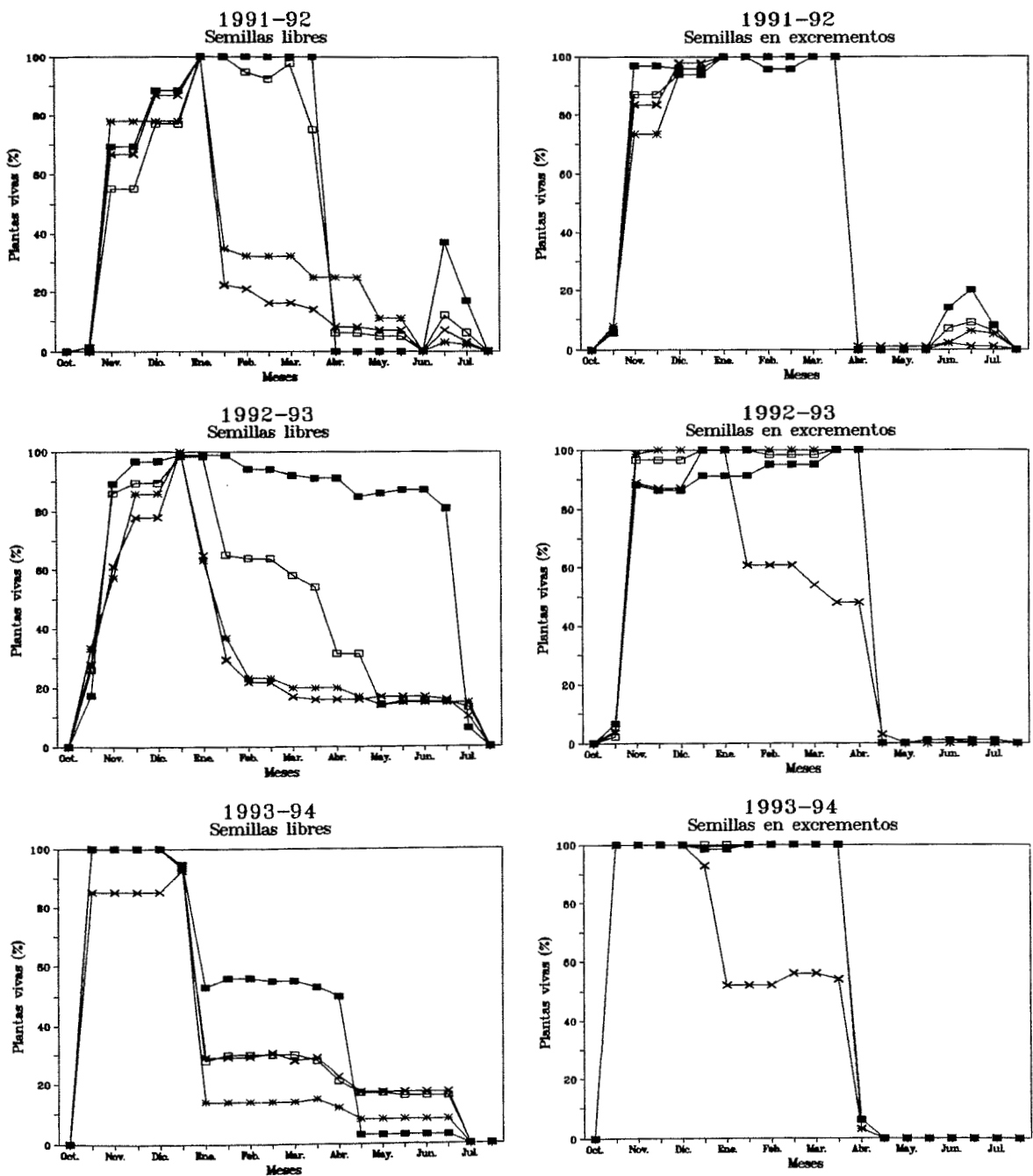


Figura 7.4. Número de plántulas de *Cistus ladanifer* vivas, expresado como el porcentaje respecto del número máximo detectado en cada ciclo vegetativo, en las macetas sembradas con semillas procedentes de la planta y con excrementos sometidos a diferentes niveles de disgregación. Símbolos en las muestras con semillas libres: X, 100 semillas; asterisco, 200 semillas; cuadrado vacío, 500 semillas; cuadrado lleno, 1.000 semillas. Símbolos en las muestras con excrementos: X, excrementos enteros; asterisco, excrementos aplastados; cuadrado vacío, excrementos troceados; cuadrado relleno, excrementos triturados.

Todas las gráficas, y en especial las de las semillas libres, muestran una tendencia a que las plántulas de las muestras en que hay un mayor número de

germinaciones vivan más (Figura 7.4). Así, en las muestras con más plantas la mayoría de ellas sobreviven algo más, dado que estas muestras se ven menos afectadas por la mortandad invernal de plantas. Este hecho es especialmente notorio el primer y tercer años en las muestras de semillas libres, y se ve reforzado por los patrones de supervivencia de la plántulas nacidas de los excrementos, en los que las densidades de plántulas son mayores en casi todos los casos que en las muestras de semillas libres (Tabla 7.7).

Sin embargo, las plantas crecidas en gran densidad acaban desarrollándose menos y como consecuencia de ello mueren en períodos de sequía primaveral o estival antes y de forma más brusca que las crecidas en menor densidad. Esta muerte más acelerada de las plantas crecidas en mayor densidad es típica de las muestras de semillas de excrementos y de la de 1.000 semillas libres, y parece claramente relacionada con el tamaño alcanzado por las plantas al inicio del estiaje. El 22 de junio de 1993 se llevó a cabo una medición de la altura de las plántulas de las cuatro muestras de semillas libres, observándose que el tamaño de las plantas difería significativamente entre muestras (test de Kruskal-Wallis: $H=13,9$; $p<0,001$), siendo las de la muestra de 1.000 semillas las más pequeñas de todas (Tabla 7.9). De forma inversamente proporcional al tamaño de las plantas, la mortalidad en la quincena entre el 22 de junio y el 7 de julio afectó a un 92,5% de las plántulas de la muestra de 1.000 semillas, a un 37,5% de las de 100 semillas, a un 13,3% de las de 500 semillas y al 0% de las de 200 semillas (Figura 7.4 y Tabla 7.9).

En las muestras de semillas libres y excrementos disgregados puestas sobre tepes de hierba, un recuento de las plántulas llevado a cabo el 25 de junio de 1992, cuando ya se había secado *Poa bulbosa*, mostró que en ellas no había tenido lugar la mortalidad masiva de primavera (Figura 7.4). A consecuencia de ello, en 7 de las 8 muestras había más plántulas vivas que en las muestras correspondientes sobre arena ($Z=-2,173$; $p<0,05$ en el test de rangos de Wilcoxon). Todas estas plantas murieron para mediados de julio, de forma similar a lo ocurrido con las crecidas sobre arena.

Tabla 7.9. Tamaño de las plántulas vivas el 25 de junio de 1992 en las muestras de semillas de jara sembradas sobre arena. En la fila superior se presenta la mediana de los valores seguida de superíndices que se repiten en las medianas indistinguibles con $p < 0,05$ en el test de la U de Mann-Whitney, en la fila central la media \pm error típico de las medidas, y en la inferior el tamaño muestral. En los tres primeros casos se midieron con un calibre de 0,05 mm. de precisión todas las plantas de cada maceta, y en la muestra de 1.000 semillas se midieron todas las de un cuadrante de la maceta elegido al azar.

	Muestras de semillas de jara sobre arena			
	100	200	500	1.000
Tamaño	6,22 ^{a,b}	10,45 ^c	9,20 ^{a,c}	4,65 ^b
plántulas (mm.)	7,63 \pm 1,35 n=16	10,1 \pm 0,89 n=15	9,60 \pm 1,27 n=15	5,69 \pm 0,73 n=15

3.3. Discusión

Los resultados muestran la gran importancia que la dispersión de semillas de jara en los excrementos de ciervo puede tener para esta especie del matorral, ya que se ha comprobado el intensa dispersión llevada a cabo por estos ungulados y la posibilidad de que las semillas dispersadas en los excrementos germinen y den lugar a plantas que se desarrollen de forma similar a como lo puedan hacer las semillas que no son ingeridas por los ciervos.

3.3.1. Importancia para la dispersión

La diseminación de semillas de jara en los excrementos del ciervo le permite a esta planta el acceso a lugares distantes, a los que no podría llegar por la caída de sus semillas desde la planta o por la dispersión por corrientes de aire de unas semillas desprovistas de estructuras especiales para ello (Herrera 1988). Aunque sería necesario un estudio más detallado sobre la dispersión barocora de las semillas de jara, los resultados obtenidos y las experiencias con otras especies (Harper 1977, Howe y Smallwood 1982, Howe y Westley 1986, Blattner y Kadereit 1991, Keeley 1991) muestran que las semillas deben caer, de forma autónoma, a muy corta

distancia de la planta que las produce. Por contra, la dispersión endozoócora moviliza un elevado número de semillas, por lo que toma el papel de proceso potencialmente importante en la reproducción de la jara, y es capaz de trasladarlas a cualquier punto de la finca considerada. La capacidad dispersiva de la endozoocoria es potencialmente muy superior a la máxima distancia entre formaciones vegetales en el Castillo de Viñuelas, y en otros lugares puede facilitar desplazamientos mucho más lejanos (Carranza *et al.* 1991, Soriguer *et al.* 1994). Así, en la Sierra de Segura se ha observado que las jaras colonizan rápidamente los huecos que se generan en el monte mediterráneo incluso en áreas alejadas de posibles fuentes de semillas (P. Jordano, *comunicación personal*). Este hecho podría deberse a la persistencia de semillas en el suelo, pero a la vista de los resultados expuestos no parece arriesgado suponer que las semillas sean transportadas entre áreas por los ciervos. En este sentido, es frecuente la utilización preferente por los ciervos y otros herbívoros de las áreas perturbadas o de vegetación pionera (Coughenour 1991, Soriguer 1994), lo que puede reforzar el papel de dispersantes especializados de estos animales.

Además, la dispersión de semillas en los excrementos parece tener cierto grado de direccionalidad, como lo muestra que las tres comunidades vegetales desprovistas totalmente (o casi) de jaras sean las que más semillas de la especie reciban. De esta forma, la dispersión en los excrementos puede tomar un especial valor, ya que en los jarales caerán directamente de las plantas las mayores concentraciones de semillas. Las semillas caídas bajo el jaral se verán posiblemente sometidas a mayores tasas de predación (Janzen 1970, Scupp 1988a, b), y en todo caso su desarrollo se verá imposibilitado por la presencia de las plantas adultas (Alonso *et al.* 1992, Roy y Sonié 1992). Siendo esto así, la endozoocoria puede ser muy beneficiosa para la especie considerada, aún si la pérdida de semillas por masticación y digestión es más o menos elevada. Así, la endozoocoria puede servir de sistema dispersivo complementario de la caída de semillas bajo el propio jaral. Esta daría lugar al banco de semillas del que se regenere el jaral tras un incendio u otra perturbación, y la endozoocoria ayudaría a la colonización de nuevas áreas.

La gran cantidad de semillas consumidas por el ciervo en el momento en que menos pasto hay en la finca indica que en el área de estudio los trompos de jara deben constituir un importante recurso trófico para estos animales. Así se ha comprobado en Sierra Morena (Soriguer *et al.* 1994), donde hasta el 45,5% de la dieta estival del ciervo puede estar formada por trompos de jara (Rodríguez 1978a)

e incluso se espera para limpiar el monte de jaras a que los ciervos hayan consumido la mayor parte de los trompos. El porcentaje de semillas de jara directamente germinables es relativamente alto en comparación con lo visto para *Biserrula pelecinus*, por lo que las pérdidas de semillas por digestión deben ser bastante más altas que en aquel caso (serían del 75% si fuesen extensibles los datos para leguminosas de Gardener *et al.* 1993b). Así se puede explicar esta selectividad por un alimento que no tendría prácticamente valor si parte de las semillas no fuese digerida, pero que toma relevancia en el caso contrario (Montoya 1983, Bodman 1990, Russi *et al.* 1992a). De hecho, es sabido que el ciervo incluye en su alimentación bastantes frutos y semillas si ello le es posible (Rodríguez 1978a, Palacios *et al.* 1980, Picard *et al.* 1991).

El valor nutritivo de los trompos de jara es relativamente elevado, aproximadamente la mitad que el de las bellotas de encina pero prácticamente similar al de las hojas de este árbol en nutrientes digestibles totales (TDN), digestibilidad, valor energético y proteínas (Rodríguez 1978b, 1979). Sus altos contenidos en grasa y materia seca colaboran también a que los ciervos seleccionen los trompos frente a las hojas de *Cistus ladanifer* (Soriguer *et al.* 1994), en cuya composición nutritiva dominan las sustancias poco o nada digestibles y son muy escasas las proteínas y grasas, especialmente en verano (Gómez *et al.* 1978). Esta selectividad se ve favorecida además por la pérdida de las hojas que rodean los trompos una vez que éstos se encuentran maduros (*observación personal*).

3.3.2. Importancia para la germinación y el establecimiento de nuevas plantas

El porcentaje de semillas directamente germinables es mayor en las presentes en los excrementos que en las recolectadas de la planta, pero el efecto que puede tener esta diferencia en condiciones naturales es bastante complejo. Aunque la alteración de las cubiertas facilita la germinación de las semillas en la cámara de cultivo, la deposición de las semillas en el interior de las cagarrutas hace que se presenten unos patrones de germinación, en general, más escalonados en el tiempo. El grado de disgregación que sufran los excrementos y el propio medio en que se encuentran las semillas también influye en los patrones de germinación, haciendo más difícil la generalización de los resultados.

El aumento de la germinabilidad en la cámara de cultivo de las semillas tras el paso por el tracto digestivo tiene que ver, como en el caso de *Biserrula pelecinus*, con la alteración de las cubiertas sin un daño mecánico de las mismas, y posiblemente se encuentre asociado con la eliminación de algún compuesto que las hace impermeables (Keeley 1991). La existencia de materiales en las cubiertas de la jara cuya alteración por medio del calor facilita la germinación ha sido mostrada repetidas veces (Alonso *et al.* 1991, Pérez *et al.* 1991, Roy y Sonié 1992, Valbuena *et al.* 1992), y ha sido con frecuencia tomada como prueba de la adaptación de la especie a germinar tras los incendios (Trabaud y Oustric 1989). Sin embargo, no existen pruebas de que ésta sea la fuerza evolutiva que haya modelado este carácter (Roy y Sonié 1992), ni de qué es más frecuente en la naturaleza, si la germinación de las semillas tras el golpe de calor de un incendio o tras la alteración de las cubiertas por los sucesivos ciclos de calentamiento-enfriamiento diarios del verano (e.j. Wiens 1985, Russi *et al.* 1992c) y la acción de la meteorología o los organismos del suelo (Janzen 1983).

La germinación de la jara bajo condiciones naturales parece depender de la persistencia de una gran humedad en torno a las semillas durante cierto período de tiempo, así como de una temperatura más o menos elevada, quedando las semillas en caso contrario en un estado de letargo forzado hasta el siguiente período de condiciones óptimas (Harper 1977, Baskin y Baskin 1989). Debido a ello la germinación tiene lugar principalmene en un único pulso otoñal, aunque es posible que un final de primavera muy lluvioso dé lugar a otro pulso de germinaciones en esta época. Las diferencias entre los patrones interanuales de germinación de las diferentes muestras apoyan también este hecho. Un porcentaje mayor de las semillas libres sobre la arcosa germinaron en los primeros años que el de las semillas incluídas en excrementos sobre este mismo medio. Sin embargo, esta situación se invirtió en las muestras sobre arena de río, en las que la germinación de las semillas en los excrementos se concentró más en el primer año que en el caso de las semillas libres. Este orden arcosa-excremento-arena se corresponde con la diferente capacidad de retener agua de los tres medios en que se encontraban las semillas. La arena mantiene cierta humedad pero en general percola el agua sin ningún problema, mientras que la arcosa llega a tomar una textura semiflúida al cargarse de agua y puede dar lugar a un auténtico encharcamiento del suelo. Los excrementos se encuentran en una situación intermedia, ya que secos son algo hidrófobos pero una vez que se empapan de agua la retienen por su contenido en

restos vegetales en forma de partículas finas. Además, al encontrarse parcialmente por encima de la superficie del suelo sufren más fuertemente la desecación (Lumaret *et al.* 1992).

La capacidad de las semillas de jara de germinar si las condiciones son adecuadas, y de mantenerse en estado latente durante varios años si no lo son, les proporciona una capacidad de dispersión en el tiempo vital para su establecimiento, y la inclusión de las semillas en los excrementos puede favorecer este proceso. La persistencia en los excrementos enteros sobre arena de dos tercios de las semillas después de cuatro ciclos vegetativos (y de casi un 40% en los aplastados) abre la posibilidad de que de ellos sigan germinando jaras durante más años que de las semillas libres en el suelo. En estas muestras habían germinado en los cuatro primeros años más semillas de las que se calcularon como viables a partir de los datos del invernadero. Por ello, se puede suponer que apenas queden semillas viables en ellas, y que en años posteriores la diferencia entre las semillas germinadas de las muestras de excrementos y de semillas libres se incline a favor de aquéllas. De esta forma, la diseminación en el interior de los excrementos puede prolongar la dispersión temporal de las semillas y aumentar las posibilidades de que encuentren condiciones óptimas para germinar y crecer (Harper 1977, Hutchings 1986, Izhaki y Safriel 1990, de Stasio y Hairstone 1992).

La supervivencia de las plantas nacidas de semillas incluídas en los excrementos es, al menos, similar a la de las semillas caídas de las plantas directamente al suelo. En tres de los cinco ciclos vegetativos en que se han seguido individualmente las plántulas de jara la supervivencia fué mayor en las muestras de excrementos, mientras que en una fué mayor en las muestras de semillas libres y en otra fué similar en ambos tipos de muestras.

Los resultados sugieren que en las jaras puede darse cierto grado de facilitamiento, de forma que el crecimiento agrupado de las germinaciones les facilite la supervivencia en sus primeros estadíos, aunque posteriormente la competencia entre ellas las lleve a crecer menos y a tener menos capacidad para sobrevivir al estío (Harper 1977, Watkinson 1986, Ryser 1990, Aguiar *et al.* 1992). El facilitamiento parece asociarse a la mejor capacidad de las plantas agrupadas para evitar la desecación en invierno, lo que encajaría también con (a) la observación de que las plantas nacidas bajo una cobertura de *Poa bulbosa* sobreviviesen a la sequía invernal que acabó con las germinaciones sobre arena,

e incluso (b) podría explicar que las plantas nacidas en excrementos vivan más, ya que los propios excrementos pueden evitar parcialmente la desecación producida por el viento seco invernal (Capel 1981). Siguiendo este mismo argumento, no es de extrañar que las plantas nacidas de excrementos agrupados puedan en ocasiones sobrevivir mejor al invierno que las nacidas de excrementos aislados.

Por ello, la supervivencia de las plántulas de jara parece depender de complejos factores entre los que su origen, sea de excrementos de ciervo o de semillas dispersadas por otros medios, es de importancia secundaria frente a la climatología del año y otros factores que actúan a muy pequeña escala, de "micrositio" (Ryser 1990, Oosterheld y Sala 1990, Eriksson y Ehrlén 1992). Así, la supervivencia de las germinaciones parece estar supeditada a que se produzcan algunas precipitaciones tanto en invierno como en verano (ej. Aguirre *et al.* 1991), y muy probablemente no sea posible para las plántulas germinadas en primavera dado su pequeño desarrollo antes de la sequía estival (Hazebroek y Metzger 1990). Aparte de estos factores excluyentes, los resultados sugieren que las germinaciones se verán negativamente afectadas por una desprotección grande en sus primeros estadíos y por una competencia con plantas de la misma u otra especie que frene su desarrollo antes del período crítico veraniego (Ryser 1990, Aguiar *et al.* 1992).

Las semillas contenidas en los excrementos, por tanto, pueden verse desfavorecidas por su mayor tendencia a germinar en primavera que las semillas libres en el suelo, y por la densidad de competidores de la misma especie con que se puedan encontrar. Sin embargo, no todos los excrementos de ciervo contienen densidades de semillas tan elevadas como para generar estos problemas de competencia intraespecífica, y la dispersión temporal que les proporciona a las semillas el encontrarse incluídas en los excrementos puede propiciar la germinación de algunas plantas en el momento adecuado. Por último, la germinación más escalonada facilita que alguna semilla se desarrolle coincidiendo con el período en que, gracias a circunstancias posteriores imprevisibles como lluvias en el verano siguiente o la perturbación de la comunidad vegetal, sea posible la supervivencia de las nuevas plantas (Izhaki y Safriel 1990, de Stasio y Hairston 1992).

3.3.3. El efecto sobre las comunidades vegetales

Como consecuencia de todo lo expuesto, se puede concluir que la dispersión endozoócora juega un importante papel en la ecología de *Cistus ladanifer*. En este punto conviene recordar que la endozoocoria deposita un número de semillas muy alto en lugares lejanos de las formaciones de esta especie, por lo que debemos añadir a la posibilidad de supervivencia de las plantas, tal y como si procediesen directamente de la planta, el hecho de que germinen en lugares a los que de otra forma no les habría sido factible llegar. Aunque la probabilidad de que una germinación de lugar a una planta capaz de sobrevivir al verano sea muy baja, la deposición con los excrementos anualmente de más de 150 semillas por metro cuadrado de las formaciones vegetales sin jaras asegura que, allá donde se den las condiciones necesarias, puede establecerse un jaral rápidamente gracias a las semillas depositadas por los ciervos. En todo caso, la impredecibilidad de la aparición de las condiciones propicias para el establecimiento de nuevas plantas es muy elevada, por lo que la dispersión de un alto número de semillas a muchos sitios diferentes puede considerarse una estrategia interesante para las plantas (Willson y Whelan 1990, Whelan *et al.* 1991). Aunque no se haya constatado la supervivencia al estío de ninguna germinación, la producción anual de semillas (entre 3.000 y 270.000 por planta, Talavera *et al.* 1993) muestra que la relación semillas producidas:plantas establecidas es tan baja en la especie que habría sido necesario controlar un altísimo número de germinaciones para observar la supervivencia de algunas.

Cistus ladanifer es una especie leñosa de carácter heliófilo cuyo desarrollo es muy dependiente de la existencia de perturbaciones en las comunidades vegetales (Herrera 1984b, Alonso *et al.* 1991). Este hecho se fundamenta en la incapacidad de esta especie, como sus congéneres, tanto de rebrotar de cepa como de regenerarse a partir de semillas bajo sí misma (Roy y Sonié 1992). Debido a ello, su dominancia en muchas áreas se ha asociado al establecimiento de un régimen de perturbación por fuego tal que (a) sus competidores son desplazados, y (b) existe en la comunidad espacio libre para la regeneración a partir de semillas, con una frecuencia intermedia entre la edad óptima de la fructificación de la especie y la de degeneración de las plantas (5 y 15 años respectivamente para *C. monspeliensis* y *C. albidus*, Roy y Sonié 1992).

El carácter de arbusto pionero de la jara es ampliamente reconocido y puede haber sido determinante en su extensión con el incremento de las perturbaciones asociado a las actividades humanas (Aschmann 1973, Rivas-Martínez 1979, Izco 1984), aunque no esté claro que la especie evolucione bajo la presión de frecuencias de incendios tan elevadas (Herrera 1984b, Roy y Sonié 1992). Bajo un régimen de perturbaciones menos intenso, la capacidad de la especie para desplazar sus semillas largas distancias sería de un valor aún mayor que el actual (Janzen 1984). La utilización de un vector de semillas en cierto modo direccional como los herbívoros, que utilice y deposite semillas principalmente en áreas de vegetación abierta como zonas quemadas u otras desprovistas de árboles, tendría en este contexto todavía más valor (van der Pijl 1982, Howe y Smallwood 1982).

En las dehesas como el Castillo de Viñuelas, en que se mantiene un mosaico de pastizales y matorrales, la dispersión de semillas de jara en los excrementos de los ciervos puede ser responsable de la invasión de los pastizales por esta especie, que obliga a la roturación de las laderas con una frecuencia más o menos alta y condiciona de esta forma la composición de las comunidades herbáceas (Pineda *et al.* 1981, de Miguel 1988, Peco 1989). Este hecho pone de manifiesto además que el establecimiento de las plántulas en el pastizal es posible aunque no muy frecuente, y se asocia con la imposibilidad de frenar la ocupación de las comunidades herbáceas por el matorral bajo condiciones mediterráneas, en las que la producción se haya muy concentrada en la primavera y no es posible mantener sin suplementación una carga ganadera suficiente para evitar este proceso (Montoya 1983, Montserrat y Fillat 1985).

4. Discusión general

Los dos ejemplos recién analizados muestran el beneficio que algunas especies pueden obtener de la dispersión de sus semillas en los excrementos de los herbívoros, e ilustran sobre las implicaciones que puede tener el proceso estudiado sobre la dinámica poblacional de ellas. La ventaja obtenida de la endozoocoria se fundamenta básicamente dos hechos, el aumento de la capacidad dispersiva de las especies y la deposición de las semillas en un medio en el que sus posibilidades de prosperar se vean favorecidas. Como consecuencia de ello, ambas especies

aumentan su capacidad colonizadora y pueden mantener poblaciones más grandes debido a la endozoocoria.

El aumento de la capacidad dispersiva de las especies puede facilitarles tanto la expansión local de su área de distribución, como su acceso a los lugares de la comunidad en que se den las condiciones para poder desarrollarse. Este es un mecanismo que permite el mantenimiento en la comunidad vegetal de las especies fugitivas, que fundamentan su presencia constante en la comunidad vegetal en una alta movilidad dentro de ella, ya que son desplazadas localmente por especies con mayores capacidades competitivas (Grime 1979, Tilman 1988, Grace y Tilman 1988, van der Maarel y Sykes 1993). Así, las especies fugitivas se ven obligadas a colonizar continuamente las áreas libres de competidores y reproducirse en ellas antes de ser desplazadas por especies típicas de estadíos más estables de la comunidad vegetal.

Posiblemente tanto *Biserrula pelecinus* como *Cistus ladanifer* puedan considerarse en este sentido especies fugitivas, aunque existan importantes diferencias entre ambas. Así, la serradilla es una especie típica de pastizales bien pastoreados (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963, Montoya *et al.* 1988), en los que aprovecha las perturbaciones generadas por los excrementos de los herbívoros (y posiblemente otras debidas a los animales). Este hecho puede explicar que una especie apetecida por el ganado se vea favorecida por el mismo, lo que facilita la interpretación del establecimiento de comunidades tolerantes del pastoreo ricas en especies palatables como puedan ser los tréboles (Montoya 1983), que desaparecen de la comunidad tras el abandono del pastoreo (Rivas-Goday y Rivas-Martínez 1963, Acutis *et al.* 1989, González-Bernáldez 1991). La jara, por su parte, se comporta como un arbusto heliófilo incapaz de regenerar sus poblaciones bajo la sombra de árboles y otros arbustos (Rivas-Martínez 1979, Izco 1984, Alonso *et al.* 1992), por lo que la dispersión en los excrementos del ciervo puede facilitarle el acceso a los claros de los bosques y matorrales en que establecerse.

En ambos casos, además, la deposición de las semillas con los excrementos puede tener importantes efectos en el éxito de las plantas germinadas, mostrando que la endozoocoria puede funcionar como un medio dispersivo de calidad (Howe y Smallwood 1982, Janzen 1983). El funcionamiento de las boñigas como perturbaciones en las que las plantas germinadas a partir de las semillas contenidas en el excremento pueden crecer libres de la competencia de la especie perenne

dominante de la comunidad herbácea es un claro ejemplo de este hecho, como ya ha sido tratado en el capítulo anterior. Entonces vimos que *Biserrula pelecinus* es la única especie cuya frecuencia sobre las boñigas el tercer año tras la deposición era significativamente superior a la encontrada en el pastizal. El papel de vector especializado de semillas de jara del ciervo tiene una doble vertiente: (a) la deposición prioritaria de las semillas en las comunidades libres de jaras, que pueden considerarse perturbaciones colonizables por este arbusto, y (b) la dispersión temporal que pueden proporcionar los excrementos a las semillas incluídas en ellos, que aumenta la probabilidad de que alguna planta se establezca (Hutchings 1986, Izhaki y Safriel 1992).

Como consecuencia de ello, la endozoocoria puede propiciar el aumento del tamaño poblacional de ambas especies, ya sea por la colonización de nuevas áreas o por el aumento de su frecuencia en las comunidades en que ya están presentes. De esta forma, y asociadas con el aumento generalizado de las perturbaciones como consecuencia de las actividades humanas, estas especies pueden presentar en la actualidad poblaciones mucho más abundantes y ampliamente distribuídas que las que tendrían antes de la extensión de las perturbaciones y el uso ganadero del territorio.

Un hecho interesante es que la actividad dispersiva de los herbívoros puede tener como efecto el favorecimiento de especies que, a su vez, son beneficiosas para los herbívoros. La posibilidad de que los herbívoros y sus plantas nutricias se beneficien mutuamente, y de que ambos grupos muestren una estrecha coevolución entre sí es un tema repetidas veces debatido y de respuesta incierta (Stebbins 1981, Crawley 1983, Janzen 1984, Besky *et al.* 1993, Crawley 1993). Así, los cambios en la vegetación que se pueden asociar a la endozoocoria en los dos casos estudiados podrían interpretarse como positivos para los herbívoros que los generan y por tanto susceptibles de dar lugar a presiones de tipo coevolutivo (Futuyma y Slatkin 1983, Howe y Westley 1988, Cockburn 1991). Por una parte, la extensión y aumento de frecuencia de una planta forrajera por su dispersión con los excrementos debe ser directamente positiva para la alimentación de los herbívoros en años subsiguientes. Por otra, la dispersión de semillas de jara por el ciervo puede favorecer a este animal tanto por su tendencia a utilizar las comunidades de porte arbustivo como por la fuente alimenticia que pueden representar sus flores, frutos y semillas en verano (Rodríguez 1978a, Palacios 1980, Caballero 1985, Carranza *et al.* 1991, Soriguer *et al.* 1994).

Por último, la relación de las especies vegetales con sus dispersantes (sea coevolutiva o simplemente de tolerancia, Janzen 1984, Cockburn 1991) ejerce presiones evolutivas sobre caracteres de las plantas que pueden ser contrapuestas a sus necesidades en otras fases de su ciclo vital. Así, la posesión de semillas con cubiertas impermeables, condición importante para la supervivencia a la digestión por los herbívoros (Janzen *et al.* 1985, Gardener *et al.* 1993b), puede favorecer el desarrollo de letargos exagerados, que lleven a que un porcentaje de semillas muy pequeño germine cada año (Russi *et al.* 1992c), tal y como se ha comprobado en el caso de *Biserrula pelecinus*. La permanencia prolongada de las semillas en el suelo conlleva una pérdida de viabilidad y una aumento del riesgo de predación de las mismas (Harper 1977, Venable 1989, Kremer 1993), por lo que si las especies se ven forzadas a producir una importante porción de sus semillas en estado aletargado pueden verse abocadas a la pérdida de éstas en el suelo.

5. Conclusiones

Las dos especies cuya dispersión endozoócora y éxito posterior en la vegetación se ha analizado con más detalle parecen obtener importantes beneficios de esta forma de dispersión. Esta ventaja se debe a la dispersión espacial de las semillas, que les da acceso a lugares que no podrían alcanzar por otros medios, y a la deposición en sitios en que las posibilidades de desarrollarse son superiores. De esta forma, la endozoocoria se muestra como un medio de dispersión muy apropiado para las especies fugitivas, que requieren una gran capacidad dispersiva para su desarrollo en áreas en que la competencia con otras especies se encuentre aminorada.

La mayor capacidad de las semillas dispersadas endozoócoramente para dar lugar a plantas adultas se basa en que los herbívoros se comportan como dispersantes de calidad, que les proporcionan a las semillas el acceso a perturbaciones en que su desarrollo se ve favorecido. El término perturbación tiene una acepción diferente en ambas especies, por cuanto para *Biserrula pelecinus* la propia boñiga de vaca en la que se dispersa es una perturbación de tamaño suficiente para desarrollarse, mientras que la defecación preferente del ciervo en las formaciones vegetales desprovistas de jaras facilita a las semillas de este

arbusto el acceso a lugares libres de plantas adultas, bajo las que no es capaz de regenerarse.

El resultado final de la dispersión de semillas de estas especies por los herbívoros sería el aumento de su tamaño poblacional, lo que podría redundar a su vez en la mejora de las condiciones para el desarrollo de las poblaciones de herbívoros que las consumen y dispersan. De esta forma se abre la posibilidad de que tenga lugar un proceso coevolutivo entre las plantas y los herbívoros consumidores y dispersantes de ellas.

Capítulo 8.

Conclusiones generales

1. Síntesis

A lo largo de los capítulos precedentes se ha llegado a una serie de conclusiones, que pueden resumirse de la siguiente forma:

En primer lugar, se ha comprobado que la presencia de semillas en los excrementos de los herbívoros es de suficiente magnitud en las comunidades vegetales estudiadas como para que merezca una atención más detallada su posible efecto en el funcionamiento de las mismas. Si esto es así, se abre además la posibilidad de que las presiones evolutivas que se asocien a este medio de dispersión tengan un efecto real en la evolución de los caracteres de las especies vegetales.

Además, se ha comprobado que los excrementos de todos los herbívoros contienen una gran cantidad de semillas y especies, y que ambas variables son, cuantitativamente, dependientes de la especie animal. En general, el excremento de los herbívoros contiene semillas de más especies cuanto mayor es el tamaño de aquéllos y menor la selectividad de su dieta, mientras que la densidad de semillas en el excremento, muy influida por la presencia de grandes cantidades de semillas de pocas especies, no muestra un patrón tan claro entre herbívoros.

Sin embargo, todos los herbívoros dispersan básicamente las mismas especies en cada fecha, incluso en las mismas fechas de diferentes años. Sólo el conejo escapa de esta similitud por su tendencia a no hacer uso de las comunidades vegetales más higrófilas. Además, las mismas especies germinadas en nuestros experimentos, u otras próximas, se pueden encontrar en los excrementos de un amplio número de herbívoros en diferentes localidades de todo el globo. Este conjunto de hechos lleva a pensar que la endozoocoria puede jugar un importante papel en la ecología de estas especies y que esta interacción tenga un origen antiguo.

En general, parece que las semillas presentes en los excrementos reflejan claramente la producción de semillas por el ecosistema, lo que lleva al proceso a ser tremendamente estacional y variable entre años. Este hecho indicaría una gran capacidad de las especies para sobrevivir a la ingestión y digestión. Únicamente parece haber una selectividad de la dispersión a favor de especies carentes de adaptaciones para la diseminación de sus semillas, y en contra de aquellas provistas de vilanos u otras estructuras especializadas. Esta regla no es de aplicación estricta, como tampoco parece serlo la diseminación preferente de semillas de pequeño tamaño, con cubiertas duras y letargos. No obstante, es muy posible que todas estas presiones estén funcionando realmente.

Teniendo en cuenta el volumen defecado por cada especie animal en el Castillo de Viñuelas, se observa que la mayoría de las semillas dispersadas endozoócoramente son diseminadas por las vacas, seguidas como dispersantes a bastante distancia por los ciervos, conejos y gamos. Las diferencias interanuales en la densidad de semillas contenidas en los excrementos pueden alterar en ocasiones el orden entre los últimos tres herbívoros, pasando el conejo a ser la segunda especie más dispersante debido a que a lo largo del año defeca entre el triple y el quíntuple de la cantidad de excremento depositada por metro cuadrado de Viñuelas por cualquiera de los cérvidos.

Aunque el número de semillas movilizadas es muy alto, el porcentaje de semillas de la comunidad vegetal que son dispersadas endozoócoramente es bastante bajo debido en buena parte a la limitación en la carga de herbívoros que puede mantener el ecosistema. Así, la cantidad de semillas depositadas con los excrementos es variable entre formaciones vegetales en función de la intensidad de uso que hacen de ellas los animales. Las formaciones arbustivas, jarales y en menor medida matorrales mixtos, reciben una cantidad de semillas muy baja dado que sólo el conejo, y en menor medida el ciervo, hacen un uso frecuente de ellas. Por contra, los pastizales arbolados de las dehesas y fresnedas tienen un uso más intenso, casi exclusivo en el caso del gamo y la vaca, que los lleva a recibir hasta veinte veces más semillas que los jarales, las formaciones menos utilizadas por los cuatro herbívoros.

Sin embargo, las deyecciones de los cuatro animales contienen prácticamente en todo momento algunas semillas, y estacionalmente grandes cantidades de ellas, que generan acumulaciones puntuales de semillas de las especies más dispersadas

en los puntos en que se defecan. Estos acúmulos de semillas, depositadas en un medio rico en nutrientes y aparentemente libres de la predación, pueden jugar un importante papel en la introducción de especies y en los procesos que tienen lugar a la escala de las deyecciones (centímetros a decímetros). De esta forma, la endozoocoria por herbívoros puede influir en la comunidad vegetal a través de su efecto en los procesos a pequeña escala, siempre y cuando las semillas no sean predadas o pierdan su viabilidad antes de las lluvias otoñales.

Las pruebas realizadas sobre bancos de semillas de otoño apoyan este hecho, ya que muestran los importantes efectos que las semillas depositadas con los excrementos de los herbívoros ejercen sobre ellos. Los excrementos dan lugar así a anomalías puntuales en el banco de semillas del suelo, en las que tanto el número como el tipo de semillas presentes se diferencian de las áreas aledañas libres de excrementos.

Se ha comprobado que una porción de las semillas defecadas pierden su viabilidad antes de la llegada de las lluvias otoñales. Este hecho, atribuido a la fermentación por microorganismos, llega a afectar a un 40% de las semillas presentes en las boñigas frescas de vaca. No obstante, es lógico suponer que en los excrementos de otros herbívoros de menor tamaño la degradación microbiana de las semillas tenga una importancia mucho menor, y se ha constatado que los excrementos tienen puntualmente importantes efectos sobre el banco de semillas pese a la pérdida de éstas que pueda acontecer antes del otoño.

Así, los excrementos de conejo fueron responsables de la llegada de casi la mitad de las semillas presentes en otoño en pequeñas perturbaciones experimentales, mostrando que la endozoocoria por conejos tiene un componente direccional que favorece la diseminación de semillas hasta los huecos del pastizal. En estos huecos las semillas dispersadas pueden, teóricamente, disfrutar de la ventaja competitiva que representa la disminución de competidores y los altos niveles de nutrientes presentes en el suelo perturbado. De esta forma, la endozoocoria favorece la diversificación espacial a pequeña escala de la comunidad vegetal.

Las semillas dispersadas por el conejo favorecieron la colonización de las perturbaciones por estas especies, al menos en lo referente a la presencia y número de semillas en los bancos de semillas. Como consecuencia de este favorecimiento de ciertas especies, se ha comprobado que la endozoocoria da lugar a una

homogeneización de la comunidad estudiada a una escala paisajística, contraponiéndose a la generación de gradientes de ladera por procesos asociados a la geomorfología.

Aunque estos resultados se han obtenido en los bancos de semillas, los encontrados trabajando con la vegetación de primavera muestran también que la endozoocoria tiene importantes efectos sobre las comunidades vegetales.

Así, se ha constatado que las semillas dispersadas en los excrementos dan lugar a plantas adultas allá donde son depositadas, siempre y cuando las condiciones ambientales permitan el desarrollo de las especies involucradas. A consecuencia de ello, se demuestra que la endozoocoria es capaz tanto de (a) introducir especies antes ausentes de la vegetación como de (b) tener importantes efectos en la vegetación de los puntos en que se depositan los excrementos, aunque sea en comunidades sometidas a pastoreo en que las especies dispersadas en los excrementos existían previamente. En este caso, la dispersión en los excrementos lleva a un cambio en las frecuencias relativas de las especies del pastizal.

Un importante efecto de las deyecciones de los herbívoros proviene de la generación de perturbaciones en las comunidades herbáceas en los puntos en que se depositan y de su recolonización a partir de las semillas dispersadas en el excremento. Mediante este mecanismo se mantiene a pequeña escala una mayor riqueza de especies en la comunidad vegetal, y se genera una diversificación espacial de la misma, debida a la existencia de parches del pastizal con características propias y composición dependiente de las semillas dispersadas en los excrementos. Además, el efecto de las semillas depositadas con los excrementos se extiende varios años tras su deposición, multiplicando de esta forma su efectividad en la modificación de las comunidades vegetales. De esta forma, la endozoocoria facilita la permanencia de especies fugitivas en el pastizal gracias a que les facilita una elevada capacidad dispersiva y les asegura la deposición en lugares libres de la competencia de las especies más competitivas. Por ello, la dispersión de semillas en los excrementos de los herbívoros toma para estas especies el valor de dispersión de calidad.

La irregularidad espacial de la dispersión facilita también la diversificación espacial a mediana escala de las comunidades vegetales pastoreadas. Los procesos de perturbación-colonización asociados a los excrementos con semillas pueden variar entre zonas próximas en dos órdenes de magnitud, llevando a que el proceso

sea prácticamente despreciable en unas áreas y muy importante en otras. De esta forma, la endozoocoria puede colaborar en la generación de comunidades típicas de zonas pastoreadas por la facilitación de ciertas especies y el desplazamiento de otras.

Por último, la gran capacidad dispersiva que proporciona la endozoocoria, junto con el hecho de que los procesos de colonización de los excrementos sean más dependientes de su contenido de semillas que del medio sobre el que se encuentran, lleva a que la endozoocoria tenga un efecto homogeneizador a escala paisajística. Esta forma de dispersión aumenta el flujo de semillas entre diferentes comunidades vegetales y facilita la pervivencia de ciertas especies, dando lugar a que las diferentes comunidades pastoreadas de una zona mantengan un parecido mayor entre sí.

En dos especies de carácter muy diferente (*Biserrula pelecinus* y *Cistus ladanifer*) cuya dispersión endozoócora y éxito posterior en la vegetación se ha analizado con más detalle se ha visto que obtienen importantes beneficios de esta forma de dispersión. Esta ventaja se debe a la dispersión espacial de las semillas, que les da acceso a lugares que no podrían alcanzar por otros medios, y a la deposición en sitios en que las posibilidades de desarrollarse son superiores. De esta forma, la endozoocoria se muestra como un medio de dispersión muy apropiado para las especies fugitivas, que requieren una gran capacidad dispersiva para su desarrollo en áreas en que la competencia con otras especies se encuentre aminorada.

En ambas especies el paso por el tracto digestivo del herbívoro acelera su germinación, pero la principal ventaja obtenida por las semillas dispersadas endozoócoramente posiblemente provenga de que los herbívoros se comportan como dispersantes de calidad, proporcionando a las semillas el acceso a perturbaciones en que su desarrollo se ve favorecido. El término perturbación tiene una acepción diferente en ambas especies, por cuanto para *Biserrula pelecinus* la propia boñiga de vaca en la que se dispersa es una perturbación de tamaño suficiente para desarrollarse, mientras que la defecación preferente del ciervo en las formaciones vegetales desprovistas de jaras facilita a las semillas de este arbusto el acceso a lugares libres de plantas adultas, bajo las que no es capaz de regenerarse.

El resultado final de la dispersión de semillas de estas especies por los herbívoros sería el aumento de su tamaño poblacional, lo que podría redundar a su vez en la mejora de las condiciones para el desarrollo de las poblaciones de herbívoros que las consumen y dispersan.

2. Implicaciones

Los resultados alcanzados sugieren además algunas implicaciones y posibles líneas de trabajo en que continuar la labor desarrollada aquí. Una breve reseña de algunas de ellas se presenta a continuación.

2.1. Las especies vegetales

Un primer punto interesante de la endozoocoria por herbívoros en los ecosistemas mediterráneos es que el coste para las especies vegetales pagado a los dispersantes en forma de tejidos de la planta puede ser relativamente poco gravoso para ellas. Así, las especies anuales típicas de los pastizales mediterráneos pueden completar su crecimiento y florecer en primavera suficientemente deprisa como para que la destrucción de flores y semillas poco desarrolladas sea pequeña. En este sentido, es un hecho conocido que sólo una parte mínima de su pico de productividad primaveral es consumido por los herbívoros en estos ecosistemas en el momento del crecimiento, y que únicamente en condiciones de sobrecarga ganadera (con una gran complementación externa en otros períodos) tiene lugar el consumo completo antes que se seque el pasto. De esta forma, la endozoocoria puede llevar a las especies a concentrar su crecimiento aéreo en primavera. Esta posibilidad no se ha analizado aquí, pero la fenología de estos ecosistemas responde a lo esperable de esta presión.

Otro carácter esperable de las especies que se aprovechen de esta forma de dispersión, en especial si tiene lugar la acumulación primaveral de biomasa recién comentada, sería la retención de las semillas en la planta una vez que ésta se encuentra seca. Entre los datos obtenidos, tanto la escasa representación entre las

dispersadas endozoócoramente de las semillas provistas de estructuras para la dispersión anemócora (asociadas a una fácil liberación de la planta), como la mayor duración del período con frutos de las especies "endozoócoras" apuntan en esta dirección. Sin embargo, la retención de las semillas en la planta propicia la predación por las hormigas en ella, lo que supone una presión selectiva de signo opuesto cuya intensidad es de difícil medición.

Otras dos presiones, potencialmente importantes, ejercidas por la endozoocoria sobre las semillas son la tendencia a una reducción de su tamaño y a la posesión de cubiertas muy resistentes que, secundariamente, pueden asociarse a la posesión de letargos. Los datos aquí presentados pueden apoyar en parte, aunque de forma no concluyente, la existencia de estas dos presiones.

Por una parte, las semillas encontradas en los excrementos pertenecían en su mayor parte a especies de semilla pequeña, si bien la presencia en los excrementos de semillas vivas de muchísimo mayor tamaño parece contraponerse con la observación anterior. Además, la presencia prioritaria de semillas de pequeño tamaño puede encontrarse unida a la relación inversa tamaño-número de semillas producidas. Por otra, la gran cantidad de semillas no germinadas de las muestras en el primer año de cultivo y sí en los posteriores parece indicar que las semillas no aletargadas que los herbívoros hubiesen ingerido fueron en su mayor parte digeridas. La importante fracción de semillas de leguminosas producida en estado aletargado podría reflejar que esta presión selectiva (junto con las otras que afecten a este carácter), puede llevar a las especies a la posesión de letargos ilógicamente largos si se tiene en cuenta su ciclo de vida anual.

2.2. Las comunidades vegetales

Las implicaciones que la endozoocoria tiene o puede tener sobre las comunidades vegetales han sido analizadas en mayor profundidad en este trabajo, y se derivan tanto de la observación del número de semillas depositadas, como del componente espacial de esta deposición, y de la capacidad de estas semillas para dar lugar a plantas adultas.

De forma resumida, los efectos que tienen las semillas dispersadas en los excrementos sobre la comunidad vegetal conducen a su diversificación a diferentes

escalas. A una escala muy pequeña, los excrementos con sus semillas generan una variabilidad puntual de la comunidad que, teniendo en cuenta los patrones espaciales de deyección de los herbívoros, puede dar lugar a la aparición de gradientes asociados con los hábitos de defecación de los animales. El resultado de estos dos procesos es el mantenimiento de una mayor diversidad alfa y beta en la comunidad vegetal, tanto por el favorecimiento de ciertas especies, que de otra forma serían desplazadas, como por la heterogeneidad a que dan lugar.

A una escala mayor, la endozoocoria puede favorecer cierta homogeneización de las comunidades vegetales, tanto por el mantenimiento de un flujo entre ellas como el favorecimiento en todas de una misma serie de especies. La observación del carácter invasor de muchas especies dispersadas en los excrementos de los herbívoros, bastantes de las cuales incluso han alcanzado y colonizado exitosamente otros continentes, señala en esta dirección; y la homogeneización generada por los excrementos de conejo en los bancos de semillas de una ladera redundante en esta misma idea. En este sentido, no es difícil imaginar que los herbívoros puedan bombear semillas de las áreas en que más se producen a otras en las que la producción puede ser incapaz de mantener una población estable por sí misma.

2.3. Las relaciones plantas herbáceas-mamíferos herbívoros

Acerca de la hipótesis del *foliage-as-fruit*, los resultados obtenidos en este estudio apoyan, cuando menos, la intensidad del proceso en el ecosistema analizado. Por una parte, se ha comprobado que los herbívoros se comportan como potentes dispersantes de semillas, y por otra que la dispersión es capaz de tener efectos sobre las comunidades vegetales. Estos efectos tienen que ver tanto con la capacidad de introducir especies en lugares de los que estaban ausentes, como con la facilitación de ciertas especies dentro de las comunidades en que habitan. El análisis más detallado llevado a cabo con dos especies parece reforzar también esta aseveración.

De esta forma, los herbívoros pueden favorecer ciertas especies que les sirven de alimento, y verse a su vez beneficiados por esta dispersión. Ello abriría la puerta para que se estableciese un proceso coevolutivo entre herbívoros y

plantas dispersadas. El análisis detallado de esta posibilidad se presenta apasionante, complejo y de resultado incierto; pero los datos aquí expuestos, cuando menos, nos acercan algo a esa visión de los pastizales mediterráneos como "*an enormous planar chlorophyllous multispecies fruit*" que propuso Janzen (1984).

Bibliografía

- Acosta, F.J.; López, F. y Serrano, J.M. 1992. The dynamics of a therophytic community in relation to self-regulation, herbivores and environmental variation. *Vegetatio* **98**: 59-71.
- Acutis, M.; Pascal, G.; Reyneri, A. y Siniscalco, C. 1989. Evolution of vegetation under intensive grazing: two examples in North-western Italian mountains. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **27**: 347-359.
- Aguilar, M.R.; Soriano, A. y Sala, O.E. 1992. Competition and facilitation in the recruitment of seedlings in Patagonian steppe. *Functional Ecology* **6**: 66-70.
- Aguirre, J.L.; Bartolomé, C.; Alvarez, J. y Peinado, M. 1991. Mortalidad de plántulas de haya durante los meses de verano en el Sistema Central. *III Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre (León)*: 31
- Alcock, J. 1989. *Animal behavior: an evolutionary approach*. 4th. Edition. Sinauer Ass. Sunderland, Massachussets.
- Alonso, I.; Valbuena, L.; Tárrega, R. y Luis, E. 1991. Influencia del calor y el aclarado sobre la germinación de *Cistus laurifolius* y *Cistus ladanifer*. *III Jornadas de la Asociación Española de Ecología Terrestre (León)*: 151-152.
- Alonso, I.; Luis, E. y Tárrega, R. 1992. First phases of regeneration of *Cistus laurifolius* and *Cistus ladanifer* after burning and cutting experimental plots. *International Journal of Wildland Fire* **2**: 7-14.
- Alvarez, F. y Braza, F. 1989. Tendencias gregarias del ciervo (*Cervus elaphus*) en Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata* **16**: 143-155.
- Andersen, A.N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* **81**: 310-315.
- Aschmann, H. 1973. Man's Impact on the Several Regions with Mediterranean Climates. En: di Castri, F. y Mooney, H.A. (eds.) *Mediterranean Type Ecosystems. Origins and Structure*. Springer-Verlag. Heidelberg. pp: 11-19.
- Baker, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**: 1-24.
- Baker, J.P. 1989. *Nature grasslands management by grazing and cutting*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Barnea, A.; Yom-Tov, Y. y Friedman J. 1990. Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos* **57**: 222-228.
- Barnea, A.; Yom-Tov, Y. y Friedman J. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology* **5**: 394-402.

- Barrios, J.C.; Fuentes, M.T. y Ruiz, J.P. 1992. *El saber ecológico de los ganaderos de la Sierra de Madrid*. Agencia del Medio Ambiente. Comunidad de Madrid. Madrid.
- Baskin, J.M. y Baskin, C.C. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. En: Leck, M.A.; Parker, V.T. y Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc. San Diego, California. pp: 53-66.
- Begon, M.; Harper, J.L. y Towsend, C.R. 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Second Edition. Blackwell Scientific Publications. Cambridge, U.S.A.
- Belsky, A.J.; Carson, W.P.; Jenses, C.L. y Fox, G.A. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology* 7: 109-121.
- Bergelson, J. y Crawley, M.J. 1992. Herbivory and *Ipomopsis aggregata*: the disadvantages of being eaten. *The American Naturalist* 139: 870-882.
- Bewley, J.D. y Black, M. 1982. *Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination*. (Vol 2). Springer-Verlag. Berlin.
- Bhadresa, R. 1977 Food preferences of rabbits *Oryctolagus cuniculus* L. at Holkham sand dunes, Norfolk. *Journal of Applied Ecology* 14: 287-291.
- Blattner, F. y Kadereit, J.W. 1991. Patterns of seed dispersal in two species of *Papaver* L. under near-natural conditions. *Flora* 185: 55-64.
- Bodmer, R.E. 1990. Ungulate frugivores and the browser-grazer continuum. *Oikos* 57: 319-325.
- van den Bos, J. y Baker, J.P. 1990. The development of vegetation patterns by cattle grazing at low stocking density in The Netherlands. *Biological Conservation* 51: 263-272.
- Braza, F. y Alvarez, F. 1987. Habitat use by red deer and fallow deer in Doñana National Park. *Miscelanea Zoologica* 11: 363-367.
- Braza, F.; Soriguer, R.; San José, C.; Delibes, J.R.; Aragón, S.; Fandós, P. y León, L. 1994. *Métodos para el estudio y manejo de cérvidos*. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Bronstein, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 214-217.
- Burrows, C.J. 1990. *Processes of vegetation change*. Unwyman Hyman. Londres.
- Caballero, R. 1985. *Hábitat y alimentación del ciervo en ambiente mediterráneo*. Monografías del ICONA N° 34. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Capel, J.J. 1981. *Los climas de España*. Editorial Oikos-Tau S.A. Barcelona
- Capon, M.H. y O'Connor, T.G. 1990. The predation of perennial grass seeds in Transvaal savanna grasslands. *South African Journal of Botany* 56: 11-15.
- Carpintero, S. 1995. *Cataglyphis floricola*, una nueva especie de hormiga descubierta en Doñana. *Quercus* 108: 38-39.
- Carranza, J.; Alvarez, F. y Redondo, T. 1990. Territoriality as a mating strategy in red deer. *Animal Behaviour* 40: 79-88.
- Carranza, J.; Hidalgo de Trucios, S.J.; Medina, R.; Valencia, J. y Delgado, J. 1991. Space use by red deer in a Mediterranean ecosystem as determined by radio-tracking. *Applied Animal Behaviour Science* 30: 363-371.

- Castro, I.; Sterling, A. y Galiano, E.F. 1986. Multi-species pattern analysis of Mediterranean pastures in three stages of ecological succession. *Vegetatio* **68**: 37-42.
- Castroviejo, S.; Laínz, M.; López-González, G.; Montserrat, P.; Muñoz-Garmendia, F.; Paiva, J. y Villar, L. (eds.) 1986-1993. *Flora Iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. (Vols I-IV). Real Jardín Botánico de Madrid. C.S.I.C. Madrid.
- Caswell, H. y Cohen, J.E. 1991a. Disturbance, interespecific interaction and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 193-218.
- Caswell, H. y Cohen, J.E. 1991b. Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition and heterogeneity. En: Kolasa J. y Pickett S.T.A. (eds.) *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag, New York. pp: 97-122.
- Clutton-Brock, T.H. y Albon, S.D. 1989. *Red deer in the Highlands*. BSP Professional Books. Oxford.
- Cockburn, A. 1991. *An introduction to evolutionary ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Colinvaux, P. 1980. *Introducción a la ecología*. Editorial Limusa. Méjico.
- Collins, S.L. y Uno, G.E. 1985. Seed predation, seed dispersal, and disturbance in grasslands: a comment. *The American Naturalist* **125**: 866-872.
- Collins, S.L. y Glenn, S.M. 1988. Disturbance and community structure in North American prairies. En: During, H.J.; Werger, M.J.A. y Willems, J.H. (eds.) *Diversity and pattern in plant communities*. SPB Academic Publ. La Haya, Holanda. pp: 131-143.
- Costa, M.; García, M.; Morla, C. y Sáinz, H. 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología, Fuera de Serie* **1**: 31-58.
- Coughenour, M.B. 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management* **44**: 530-542.
- Cowan, P.E. 1990. Fruits, seeds, and flowers in the diet of brushtail possums, *Trichosurus vulpecula*, in lowland podocarp/mixed hardwood forest, Orongorongo Valley, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* **17**: 549-566.
- Cowan, D.P. 1991. The availability of burrows in relation to dispersal in the wild rabbit *Oryctolagus cuniculus*. *Symposium of the Zoological Society of London* **63**: 213-230.
- Crawley, M.J. 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Crawley, M.J. 1993. On the consequences of herbivory. *Evolutionary Ecology* **7**: 124-125.
- Daigby, P.G.N. y Kempton, R.A. 1987. *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman & Hall. Londres.
- Damon, R.A. y Harvey, W.R. 1987. *Experimental design, ANOVA, and regression*. Harper & Row Publishers. New York.

- Denslow, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. En: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (eds.) *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic Press Ltd. London. pp: 307-323.
- Dickman, C.R. 1992. Commensal and mutualistic interactions among terrestrial vertebrates. *Trends in Ecology and Systematics* 7: 194-197.
- Dinerstein, E. 1989. The Foliage-as-Fruit hypothesis and the feeding behavior of South Asian ungulates. *Biotropica* 21: 214-218.
- Dinerstein, E. 1991. Seed dispersal by greater one-horned rhinoceros (*Rhinoceros unicornis*) and the flora of *Rhinoceros* latrines. *Mammalia* 55: 353-362.
- Doube, B.M. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology* 15: 371-383.
- Eberhardt, L. y van Etten, R.C. 1956. Evaluation of the pellet group count as a deer census method. *Journal of Wildlife Management* 20: 70-74.
- Eriksson, O. y Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Espigares, T. 1994. *Fluctuaciones en la dinámica de pastizales anuales mediterráneos: el papel de los factores meteorológicos en el momento de la regeneración*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Inédita.
- Espigares T, Peco B. 1993. Mediterranean pasture dynamics: the role of germination. *Journal of Vegetation Science*. 4: 189-194.
- Espigares, T. y Peco, B. 1995. Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought. *Journal of Ecology* 83: 135-142.
- Fenner M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall. London.
- Frantzen, N.M.L.H.F. y Bouman, F. 1989. Dispersal and growth form patterns of some zonal paramo vegetation types. *Acta Botanica Neerlandesa* 38: 449-465.
- Futuyma, D.J. y Slatkin, M. 1983. Introduction. En: Futuyma, D.J. y Slatkin, M. (eds.) *Coevolution*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. pp: 1-13.
- Galante, E.; García-Roman, M.; Barrera, I. y Galindo, P. 1991. Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding Scarabs (Coleoptera: *Scarabaeidae*, *Geotrupidae*) in wooded and open pastureland in the Mediterranean "dehesa" area of the Iberian Peninsula. *Environmental Entomology* 20: 90-97.
- Galiano, E.F. 1983. Detection of multi-species patterns in plant populations. *Vegetatio* 53: 129-138.
- García, C. 1984. *Abonos orgánicos. IV Compost. Catálogo de productos*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- García-Rollán, M. 1985. *Claves de la flora de España*. (2 Vols.). Segunda Edición. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid.
- Gardener, C.J. 1993. The colonization of a tropical grassland by *Stylosanthes* from seed transported in cattle faeces. *Australian Journal of Agricultural Research* 44: 299-315.

- Gardener, the late C.J.; McIvor, J.G. y Jansen A. 1993a. Survival of seeds of tropical grassland species subjected to bovine digestion. *Journal of Applied Ecology* **30**: 75-85.
- Gardener, the late C.J.; McIvor, J.G. y Jansen A. 1993b. Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. *Journal of Applied Ecology* **30**: 63-74.
- Genard, M. y Lescourret, F. 1985. Le sanglier (*Sus scrofa* L.) et les diaspores dans le sud de la France. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **40**: 343-353.
- Gibb, J.A. 1993. Sociality, time and space in a sparse population of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Zoology, London* **229**: 581-607.
- Gómez, J.M. 1991. Orígenes del monte adhesado y situación actual. En: Gómez, J.M. (coord.) *El libro de las dehesas salmantinas*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del territorio. Junta de Castilla y León. Salamanca.
- Gómez, A.G.; Rodríguez, J.; Collado M.V.; Medina, M. y Peinado, E. 1978. La flora arbustiva mediterránea y su valoración. VII. Nota sobre la evolución de la composición nutritiva de *Cistus ladaniferus* (jara negra). *Archivos de Zootecnia* **27**: 257-261.
- González-Bernáldez, F. 1986. *Gramíneas pratenses de Madrid*. Consejería de Agricultura y Ganadería. Comunidad Autónoma de Madrid.
- González-Bernáldez, F. 1991. Ecological consequences of the abandonment of traditional land use systems in Central Spain. *Options Méditerranéennes. Série Séminaires* **15**: 23-29.
- González-Bernáldez, F. y Pineda, F.D. 1980. Bases para la tipificación integrada de los pastizales de dehesa. *Pastos* **X**: 20-43.
- González-Bernáldez F. y Peco B. (Coords.) 1991. *La dehesa de Colmenar*. Delegación de Medio Ambiente. Ayto. de Colmenar Viejo. Madrid.
- Gordon, I.J. 1989. Vegetation community selection by ungulates on the isle of Rhum. III. Determinants of vegetation community selection. *Journal of Applied Ecology* **26**: 65-79.
- Gordon, I.J. e Illius, A.W. 1989. Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum. *Oecologia* **79**: 383-389.
- Grace J.B. y Tilman D. (eds.) 1990. *Perspectives on plant competition*. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons. Chichester, Reino Unido.
- Grime, J.P.; Hodgson, J.G. y Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman Ltd. London.
- Guitián J. y Sánchez J.M. 1992. Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio* **98**: 157-164.
- Hanski, I. y Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**: 3-16.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press Inc. London.

- Harper, J.L.; Lovell, P.H. y Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-354.
- Harvey, P.H. y Pagel, M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary ecology*. Oxford University Press. Oxford.
- Hazebroek, J.P. y Metzger, J.D. 1990. Seasonal patterns of seedling emergence, survival, and reproductive behavior in *Thlapsi arvense* (Cruciferae). *American Journal of Botany* 77: 954-962.
- Hegde, S.G.; Shaanker, R.U. y Ganeshaiah, K.N. 1991. Evolution of seed size in the bird-dispersed tree *Santalum album* L.: a trade-off between seedling establishment and dispersal efficiency. *Evolutionary Trends in Plants* 5: 131-135.
- Heinitz, A. 1915. Om endozoisk frösprinding genom skandinaviska däggdjur. *Botaniska Notiser* 1915: 251-291.
- Hendriksen, N.B. 1991. The effects of earthworms on the disappearance of particles from cattle dung pats during decay. *Pedobiologia* 35: 139-146.
- Herrera, C.M. 1982. Grasses, grazers, mutualism, and coevolution: a coment. *Oikos* 38: 254-258.
- Herrera, C.M. 1984a. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia* 63: 386-393.
- Herrera, C.M. 1984b. Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del Sur de España. *Stydia Oecologica* V: 7-34.
- Herrera, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- Herrera, C.M.; Jordano, P.; López-Soria, L. y Amat, J.A. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Herrera, J. 1991. Herbivory, seed dispersal, and the distribution of a ruderal plant living in a natural habitat. *Oikos* 62: 209-215.
- Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- Howe, H.F. y Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H.F. y Westley, L. 1986. Ecology of pollination and seed dispersal. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 185-215.
- Howe, H.F. y Westley, L. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press. New York.
- Hume, I.D. 1989. Optimal digestive strategies in mammalian herbivores. *Physiological Zoology* 62: 1.145-1.163.

- Huston, M.A. 1994. *Biological diversity. The coexistence of species in changing landscapes*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant populations. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 97-136.
- Izco, J. 1984. *Madrid verde*. Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación-Comunidad de Madrid. Madrid.
- Izhaki, I. y Safriel, U.N. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78: 56-65.
- Izhaki, I.; Korine, C. y Arad, Z. 1995. The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal on seed germination in eastern Mediterranean habitats. *Oecologia* 101: 335-342.
- Jaksic, F.M. y Fuentes, E.R. 1991. Ecology of a successful invader: the European rabbit in Central Chile. En: Groves, R.H y di Castri, F. (eds.) *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press. Cambridge. pp: 273-283.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of trees in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- Janzen, D.H. 1982a. Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents. *Oikos* 38: 150-156.
- Janzen, D.H. 1982b. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63: 1887-1900.
- Janzen, D.H. 1983. The dispersal of small seeds by vertebrate guts. En: Futuyma, D.J. y Slatkin, M. (eds.) *Coevolution*. Sinauer Ass. Sunderland, Massachussets. pp: 232-262.
- Janzen D. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist* 123: 338-353.
- Janzen, D.H.; Demment, M.W. y Robertson, J.B. 1985. How fast and why do germinating guanacaste seeds (*Enterolobium cyclocarpum*) die inside cows and horses? *Biotropica* 17: 322-325.
- Jones, R.M.; Noguchi, M. y Bunch, G.A. 1991. Levels of germinable seed in topsoil and cattle faeces in legume-grass and nitrogen-fertilized pastures in South-East Queensland. *Australian Journal of Agricultural Research* 42: 953-968.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist* 145: 163-191.
- Keeley, J.E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *The Botanical Review* 57: 81-116.
- Kerridge, F.J. y Bullock, D.J. 1991. Diet and dietary quality of red deer and fallow deer in late summer. *Journal of Zoology, London* 224: 333-337.

- King, T.J. 1977. The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. *Journal of Ecology* **65**: 235-248.
- Kloot, P.M. 1991. Invasive plants of southern Australia. En: Groves, R.H. y di Castri, F. (eds.) *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press. Cambridge. pp: 131-143.
- Kolb, H.H. 1991. Use of burrows and movements of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in an area of hill grazing and forestry. *Journal of Applied Ecology* **28**: 892-905.
- Kremer, R.J. 1993. Management of weed seed banks with microorganisms. *Ecological Applications* **3**: 42-52.
- Kruskal, J.B. 1964a. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* **29**: 1-27.
- Kruskal, J.B. 1964b. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* **29**: 98-100.
- Kubiena, W.L. 1953. *The soils of Europe*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- Levassor, C.; Ortega, M. y Peco, B. 1990. Seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *Journal of Vegetation Science* **1**: 339-344.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**: 1.943-1.967.
- Lieberman, D.; Lieberman, M y Martin, C. 1987. Notes on seeds in elephant dung from Bia National Park, Ghana. *Biotropica* **19**: 365-369.
- Livingston, R.B. 1972. Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture juniper, *Juniperus communis*, and red cedar, *J. virginiana*, in New England pastures. *Ecology* **53**: 1.141-1.147.
- Lobo, J.M. y Veiga, C.M. 1990. Interés ecológico y económico de la fauna coprófaga en pastos de uso ganadero. *Ecología* **4**: 313-331.
- Louda, S.M., Keeler, K.H. y Holt, R.D. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. En: Grace, J.B. y Tilman, D. (eds.) *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego. pp: 413-444.
- Lumaret, J.P. 1975. Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agricolinus) constans* Duft. (*Coleoptera: Scarabaeidae*) dans la nature et au laboratoire. *Vie Milieu* **25**: 267-282.
- Lumaret, J.P.; Kadiri, N. y Bertrand, M. 1992. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology* **29**: 349-356.
- Lumaret, J.P.; Galante, E.; Lumbreras, C.; Mena, J.; Bertrand, M.; Bernal, J.L.; Cooper, J.F.; Kadiri, N. y Crowe, D. 1993. Field effects of ivermectin residues on dung beetles. *Journal of Applied Ecology* **30**: 428-436.
- van der Maarel, E. y Sykes, M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science* **4**: 179-188.

- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm. Londres.
- Malo, J.E. 1994. Dispersión endozoócora por el ganado ovino en áreas sometidas al abandono de las labores agrícolas tradicionales. *Actas de la XXXIV Reunión Científica de la Sociedad Española para el Estudio de los Pastos*: 53-58.
- Malo, J.E. y Suárez, F. 1994. Dispersión endozoócora por el gamo (*Dama dama* L.) e introducción de especies con el pastoreo. *Pastos XXIV*: 000-000.
- Malo, J.E. y Suárez, F. 1995. Establishment of pasture species on cattle dung pats. The role of endozoochorally dispersed seeds. *Journal of Vegetation Science* 6: 000-000.
- Malo, J.E., Jiménez, B. y Suárez, F. 1995. Seed bank build-up in small pasture gaps: the contribution of endozoochorous dispersal by rabbits. *Ecography*. 18: 73-82.
- Manly, B.F.J. 1986. *Multivariate statistical methods. A primer*. Chapman & Hall. London.
- Maschinski, J. y Whitham, T.G. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *The American Naturalist* 134: 1-19.
- Mazer, S.J. y Wheelwright, N.T. 1993. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evolutionary Ecology* 7: 556-575.
- McNaughton, S.J. y Wolf, L.L. 1984. *Ecología general*. Editorial Omega. Barcelona.
- Middleton, B.A. y Mason, D.H. 1992. Seed herbivory by nilgai, feral cattle and wild boar in the Keoladeo National Park, India. *Biotropica* 24: 538-543.
- de Miguel, J.M. 1988. *Estructura de un sistema silvopastoral de dehesa. Vegetación, hábitats y uso del territorio por el ganado*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Inédita.
- Milberg, P. 1993. Seed bank and seedlings emerging after soil disturbance in a wet semi-natural grassland in Sweden. *Annales Botanici Fennici* 30: 9-13.
- Miller, M.F. 1993. Is it advantageous for *Acacia* seeds to be eaten by ungulates? *Oikos* 66: 364-368.
- Milton S.J. y Dean W.R.J. 1993. Selection of seeds by harvester ants (*Messor capensis*) in relation to condition of arid rangeland. *Journal of Arid Environments* 24: 63-74.
- Montalvo, J. 1992. *Estructura y función de pastizales mediterráneos*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Inédita.
- Montalvo, J.; Casado, M.A.; Levassor, C. y Pineda, F.D. 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 4: 213-222.
- Montague, W.D. y van Soest P.J. 1985. A nutritional explanation of body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *The American Naturalist* 125: 641-672.
- Montenegro, G.; Teillier, S.; Arce, P. y Poblete, V. 1991. Introduction of plants into the mediterranean-type climate area of Chile. En: Groves, R.H. y di Castri, F. (eds.) *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press. Cambridge. pp: 103-114.

- Montoya, J.M. 1983. *Pastoralismo mediterráneo*. Monografías del ICONA N° 25. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Montoya J.M.; Mesón M.L. y Ruiz del Castillo J. 1988. *Una dehesa testigo. La dehesa de Moncalvillo*. ICONA. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Montserrat, P. y Fillat, F. 1985. The systems of grassland management in Spain. En: Breymeyer, A. (ed.) *Managed grasslands*. Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam. pp: 37-70.
- Morrison, D.W. 1978. Foraging ecology of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* **59**: 716-723.
- Murwira, H.K.; Kirchmann, H. y Swift, M.J. 1990. The effect of moisture on the decomposition rate of cattle manure. *Plant and Soil* **122**: 197-199.
- Naveh, Z. 1982. The dependence of the productivity of a semi-arid Mediterranean hill pasture ecosystem on climatic fluctuations. *Agriculture and Environment* **7**: 47-61.
- Neff, D.J. 1968. The pellet-group technique for big game trend, census, and distribution: a review. *Journal of Wildlife Management* **32**: 597-614.
- Noy-Meir, I. 1990. Responses of two semiarid rangeland communities to protection from grazing. *Israel Journal of Botany* **39**: 431-442.
- Odum, E.P. 1972. *Ecología*. 3ª Edición. Editorial Interamericana. Méjico.
- Oesterheld, M. y Sala, O.E. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science* **1**: 353-358.
- Ortega, M. 1994. *Papel de los bancos de semillas en pastizales mediterráneos: Variabilidad espacio-temporal y respuestas al abandono del pastoreo*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Inédita.
- Osman, A.E.; Cocks, P.S.; Russi, L. y Pagnotta, M.A. 1991. Responses of Mediterranean grassland to phosphate and stocking rates: biomass production and botanical composition. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **116**: 37-46.
- Owen, D.F. 1980. How plants may benefit from the animals that eat them. *Oikos* **35**: 230-235.
- Owen, D.F. y Wiegert, R.G. 1981. Mutualism between grasses and grazers: an evolutionary hypothesis. *Oikos* **36**: 376-378.
- Owen, D.F. y Wiegert, R.G. 1982. Grasses and grazers: is there a mutualism? *Oikos* **38**: 258-259.
- Ozenda, P. 1991. *Flore et Végétation du Sahara*. Ed. du Centre National de la Recherche Scientifique. Paris.
- de Pablo, C.L.; Peco, B.; Galiano, E.F.; Nicolás, J.P. y Pineda, F.D. 1982. Space-time variability in Mediterranean pastures analyzed with diversity parameters. *Vegetatio* **50**: 113-125.
- Paige, K.N. y Whitham, T.G. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist* **129**: 407-416.

- Palacios, F.; Martínez, T. y Garzón, P. 1980. Datos sobre la ecología alimenticia del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus* Hilzheimer, 1909) y el gamo (*Dama dama* Linne, 1758) durante otoño e invierno en el Parque Nacional de Doñana. *II Reunión Iberoamericana sobre Conservación y Zoología de Vertebrados*: 444-453.
- Peart D.R. 1989a. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *Journal of Ecology* 77: 236-251.
- Peart D.R. 1989b. Species interactions in a successional grassland. III. Effects of canopy gaps, gopher mounds and grazing on colonization. *Journal of Ecology* 77: 267-289.
- Peco, B. 1989. Modelling Mediterranean pasture dynamics. *Vegetatio* 83: 269-276.
- Peco, B.; Levassor, C.; Casado, M.A.; Galiano, E.F. y Pineda, F.D. 1983a. Influences météorologique et géomorphologique sur la sccession de pâturages de thérophytes méditerranéennes. *Ecologia Mediterranea* IX: 63-76.
- Peco, B.; Levassor, C.; y Pineda, F.D. 1983b. Diversité et structure spatiale de pâturages méditerranéennes en cours de succession. *Ecologia Mediterranea* IX: 224-234.
- Peco, B.; Sánchez, G.; Casado, M.A. y Pineda, F.D. 1991. Dinamismo de la diversidad y estructura espacial en pastizales mediterráneos periódicamente perturbados. En: Pineda, F.D.; Casado, M.A.; de Miguel, J.M. y Montalvo, J. (eds.) *Diversidad biológica. Biological diversity*. Editorial Centro de Estudios Ramón Areces, S.A. Madrid.
- Peco, B.; Suárez, F.; Jiménez, B.; Herranz, J.; Malo, J.E.; Levassor, C. 1993. *Recomendaciones para la gestión y conservación del medio natural frente a los cambios de uso relacionados con la política agraria comunitaria*. ICONA-U.A.M. Informe inédito.
- Pérez, F.; Corral, R. y Pita, J.M. 1991. Ecofisiología de la germinación de cuatro especies del género *Cistus*. En: Pineda, F.D.; Casado, M.A.; de Miguel, J.M. y Montalvo, J. (eds.) *Diversidad Biológica. Biological Diversity*. Editorial Centro de Estudios Ramón Areces, S.A. Madrid. pp: 235-236.
- Petersen, A. 1988. *Die Gräser als Kulturpflanzen und Unkraüter auf Wiese, Weide und Acker*. Akademie-Verlag. Berlin.
- Picard, J.F.; Olefe, P. y Boisaubert, B. 1991. Influence of oak mast on feeding behaviour of red deer (*Cervus elaphus* L.). *Annales Scientifics of Forestry* 48: 547-559.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S. 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: Pickett S.T.A. y White P.S. (eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press Ltd. London. pp: 371-384.
- van der Pijl L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 3rd. Edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Pineda F.D.; Nicolás, J.P.; Pou, A y Galiano E.F. 1981. Ecological Succession in oligotrophic pastures of Central Spain. *Vegetatio* 44: 165-176.

- Pineda, E.F.; Casado, M.A.; Peco, B.; Olmeda, C. y Levassor, C. 1987. Temporal changes in therophytic communities across the boundary of disturbed-intact ecosystems. *Vegetatio* 71: 33-39.
- Portnoy, S. y Willson, M.F. 1993. Seed dispersal curves: behavior of the tail of the distribution. *Evolutionary Ecology* 7: 25-44.
- Potvin, C. y Roff, D. A. 1993. Distribution-free and robust statistical methods: Viable alternatives to parametric statistics? *Ecology* 74: 1.617-1.628.
- Primack, R.B. y Miao, S.L. 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* 6: 513-519.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- Reader, R.J. y Beisner, B.E. 1991. Species-dependent effects of seed predation and ground cover on seedling emergence of old-field forbs. *The American Midland Naturalist* 126: 279-286.
- Rice, K.J. 1989. Impacts of seed banks on grassland community structure and population dynamics. En: Leck, M.A.; Parker, V.T. y Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc. London. pp: 211-230.
- Ricklefs, R.E. 1979. *Ecology*. 2nd. Edition. Nelson & Sons Ltd. Middlesex, U.K.
- Ridley, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve & Co., Ashford, U.K.
- Rivas-Goday, S. y Rivas-Martínez, S. 1963. *Estudio y clasificación de los pastizales españoles*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Rivas-Martínez, S. 1979. Brezales y jarales de Europa Occidental (Revisión fitosociológica de las clases *Calluno-Ulicetea* y *Cisto-Lavanduletea*). *Lazaroa* 1: 5-127.
- Rivas-Martínez, S. 1987. *Mapa de series de vegetación de España y memoria*. ICONA, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Rivas-Martínez, S.; Abelló, R.P.; Pineda, F.D.; González-Bernáldez, F. y Levassor, C. 1980. Comunidades de pastizal del monte de El Pardo (Madrid). *Studia Oecologica* II: 59-90.
- Rodríguez, J. 1978a. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. I. Estudio de la dieta del ciervo. *Archivos de Zootecnia* 27: 73-82.
- Rodríguez, J. 1978b. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. II. Evolución de los principios nutritivos brutos. *Archivos de Zootecnia* 27: 243-255.
- Rodríguez, J. 1979. Introducción al estudio y valoración de recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena. III. Digestibilidad: evolución energético-nutritiva. *Archivos de Zootecnia* 28: 9-20.
- Rogers, G.; Julander, O. y Robinette, W.L. 1958. Pellet-group counts for deer census and range-use index. *Journal of Wildlife Management* 22: 193-199.

- Rogers, P.M.; Arthur, C.P. y Soriguer, R. 1994. The rabbit in continental Europe. En: Thompson, H.V. y King, C.M. (eds.) *The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer*. Oxford University Press. Oxford.
- Roy, J. y Sonié, L. 1992. Germination and population dynamics of *Cistus* species in relation to fire. *Journal of Applied Ecology* 29: 647-655.
- Rowland, M.M.; White, G.C. y Karlen, E.M. 1984. Use of pellet-group plots to measure trends in deer and elk populations. *Wildlife Society Bulletin* 12: 147-155.
- Ruiz, M.; Peco, B.; Levassor, C.; Parra, F. y Pou, A. 1981. Estructura de pastizales del área basal del Guadarrama (Sistema Central) y su relación con factores abióticos. *Anales de Edafología y Agrobiología* XL: 91-110.
- Russi, L.; Cocks, P.S. y Roberts, E.H. 1992a. The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology* 29: 772-778.
- Russi, L.; Cocks, P.S. y Roberts, E.H. 1992b. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology* 29: 763-771.
- Russi, L.; Cocks, P.S. y Roberts, E.H. 1992c. Hard-seededness and seed bank dynamics of six pasture legumes. *Seed Science Research* 2: 231-241.
- Ryser, P. 1990. Influence of gaps and neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Experimental field studies in northern Switzerland. Dissertation of the ETH (Swiss Federal Institute of Technology of Zurich)* 9154: 1-71.
- Sánchez, A. 1981. *Catálogo de razas autóctonas españolas. II Especie bovina*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid
- Schupp, E.W. 1988a Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- Schupp, E.W. 1988b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Schupp, E.W.; Howe, H.F.; Augspurger, C.K. y Levey, D.J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- Seaman, J.W.; Walls, S.C.; Wise, S.E. y Jaeger, R.G. 1994. Caveat emptor: rank transform methods and interaction. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 261-263.
- Siegel, S. 1990. *Estadística no paramétrica. Aplicada a las ciencias de la conducta*. 3ª Edición. Ed. Trillas. Méjico.
- Silvertown, J.W. 1982. No evolved mutualism between grasses and grazers. *Oikos* 38: 253-254.
- Simpson, R.L.; Leck, M.A. y Parker, V.T. 1989. Seed banks: general concepts and metodological issues. En: Leck, M.A.; Parker, V.T. y Simpson, R.L. (eds.) *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc. San Diego, California. pp: 3-8.
- Snow, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Snow, B. y Snow, D.W. 1988. *Birds and berries*. Butler & Tanner Ltd. London.
- Sokal, R.R. y Rohlf F.J. 1979. *Biometría*. Herman Blume Editores. Madrid.

- Sokal, R.R. y Rohlf F.J. 1980. *Introducción a la bioestadística*. Editorial Reverté S.A. Barcelona.
- Soriano, P.J.; Sousa, M. y Rosell, O. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: *Phyllostomidae*) en una zona árida de Los Andes venezolanos. *Revista de Biología tropical* 39: 263-268.
- Soriguer, R.C. 1981. Biología y dinámica de una población de conejos (*Oryctolagus cuniculus*, L.) en Andalucía Occidental. *Doñana Acta Vertebrata* 8-3: 1-379.
- Soriguer, R. 1983. El conejo: papel ecológico y estrategia de vida en los ecosistemas mediterráneos. *XV Congreso Internacional de Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo 1981*: 517-542.
- Soriguer, R.C. 1986. The rabbit as a plant seed disperser. *Mammal Review* 16: 197-198.
- Soriguer, R.C. 1988. Alimentación del conejo (*Oryctolagus cuniculus* L. 1758) en Doñana. SO, España. *Doñana, Acta Vertebrata* 15: 141-150.
- Soriguer, R.C.; Fandós, P.; Bernáldez, E. y Delibes, J.R. 1994. *El ciervo en Andalucía*. Servicio de Publicaciones y Divulgación. Junta de Andalucía. Sevilla.
- Staniforth, R.J. y Cavers, P.B. 1977. The importance of cottontail rabbits in the dispersal of *Polygonum* spp. *Journal of Applied Ecology* 14: 261-267.
- de Stasio, B.T. y Hairston, N.G. Jr. 1991. Environmental variability and the persistence of multiple emergence strategies. *Bulletin of Mathematical Biology* 54: 313-334.
- Stebbins, G.L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. *Annales of the Missouri Botanical Garden* 68: 75-86.
- Suárez, F.; Sainz, H.; Santos, T. y González-Bernáldez, F. 1992. *Las estepas ibéricas*. Unidades Temáticas Ambientales. Ministerio de Obras Públicas y Transportes. Madrid.
- SYSTAT, Inc. 1992. *SYSTAT for Windows: statistics, Version 5 Edition*. Evanston, Illinois.
- Talavera, S.; Gibbs, P.E. y Herrera, J. 1993. Reproductive biology of *Cistus ladanifer* (*Cistaceae*). *Plant Systematics and Evolution* 186: 123-134.
- Taylor, A.D. 1991. Studying metapopulation effects in predator-prey systems. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 305-323.
- Thompson, K.; Band, S.R. y Hodgson, J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* 7: 236-241.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton Monographs. Princeton, New Jersey.
- Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs, R.E. y Schluter, D. (eds.) *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Trabaud, L. y Oustric, J. 1989. Heat requirements for seed germination of three *Cistus* species in the garrigue of southern France. *Flora* 183: 321-325.
- Traveset, A. 1990. *Ctenosaura similis* Gray (*Iguanidae*) as a seed disperser in a Central American deciduous forest. *The American Midland Naturalist* 123: 402-404.

- Turkington, R. y Mehrhoff, L.A. 1990. The role of competition in structuring pasture communities. En: Grace, J.B. y Tilman, D. (eds.) *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press. San Diego. pp: 413-444.
- Tutin, T.G.; Heywood, V.H.; Burges, N.A.; Valentine, D.H.; Walters, S.M. y Webb, D.A. (eds.) 1964-1980. *Flora Europaea*. Vols. 1-5. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Valbuena, L.; Tárrega, R. y Luis, E. 1992. Influence of heat on seed germination of *Cistus laurifolius* and *Cistus ladanifer*. *International Journal of Wildland Fire* 2: 15-20.
- Venable, D.L. 1989. Modeling the evolutionary ecology of seed banks. En: Leck, M.A.; Parker, V.T. y Simpson, R.L. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press. San Diego. pp: 67-87.
- Venero, J.L. 1984. Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana, España. *Doñana, Acta Vertebrata* 11-3: 130 pp.
- Vicari, M. y Bazely, D.R. 1993. Do grasses fight back? The case for antiherbivore defences. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 137-141.
- V.V.A.A. 1993. Forum: Grazing theory and rangeland management. (11 artículos). *Ecological Applications* 3: 1-38.
- Wall R. y Strong L. 1987. Environmental consequences of treating cattle with the antiparasitic drug ivermectin. *Nature* 327: 418-421.
- Watkinson, A.R. 1986. Plant population dynamics. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp: 137-184.
- Welch, D. 1985. Studies in the grazing of heather moorland in North-East Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung. *Journal of Applied Ecology* 22: 461-472.
- Wheelwright, N.T. y Orians, G.H. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *The American Naturalist* 119: 402-413.
- Whelan, C.J.; Willson, M.F.; Tuma, C.A. y Souza-Pinto, I. 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69: 428-436.
- Wiens, J.A. 1985. Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems. En: Pickett S.T.A. y White P.S. (eds.) *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Academic Press Ltd. London. pp: 169-193.
- Wigley, T.B. y Johnson, M.K. 1981. Disappearance rates for deer pellets in the Southeast. *Journal of Wildlife Management* 45: 251-253.
- Willson, M.F. y Whelan, C.J. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos* 57: 191-198.
- Willson, M.F.; Rice, B.L. y Westoby M. 1990. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate communities. *Journal of Vegetation Science* 1: 547-562.
- Wilson, J.B. y Agnew, A.D.Q. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research* 23: 263-336.

- Wood, D.H. 1988. Estimating rabbit density by counting dung pellets. *Australian Wildlife Research* **15**: 665-671.
- Yokohama, K.; Kai, H.; Koga, T. y Aibe, T. 1991. Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biology and Biochemistry* **23**: 649-653.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.
- Zedler, P.H. y Black, C. 1992. Seed dispersal by a generalized herbivore: rabbits as dispersal vectors in a semiarid California vernal pool landscape. *The American Midland Naturalist* **128**: 1-10.

Anexos

- I. Contenido de semillas en los excrementos de los herbívoros.
- II. Encuesta sobre las especies de Viñuelas.
- III. Análisis de la selectividad dispersiva.
- IV. Cantidad de excremento depositado por los herbívoros.
- V. Densidad del excremento de vaca.
- VI. Bancos de semillas de las perturbaciones experimentales.
- VII. Contenido de semillas del excremento utilizado como abono.
- VIII. Muestreos de los pastizales abonados.
- IX. Muestreos de boñigas de vaca y pastos aledaños.
- X. Comparación de las boñigas y los pastos.
- XI. Frecuencia de las especies en las boñigas y los pastos.
- XII. Germinaciones en cámara de cultivo.
- XIII. Supervivencia de las plántulas de jara.

FECHA DE RECOLECCION	24-II		9-III		22-III		7-IV		19-IV		4-V		21-V	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0.25	0.433	0.125	0.331	0.25	0.433	1.25	1.392
<i>Neotoma apudum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucellia latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	0.125	0.331	0.375	0.484	3.25	2.107	3.375	2.233	0.625	0.857	0.625	0.857	0.5	0.707
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	2	2.598
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polypogon monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0	0	0	0	0.75	1.09	0.875	1.053	2.5	1.581	7.25	5.739	9.5	6.614
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium rusciniatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.125	1.965
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	1.375	1.728
<i>Stellaria media</i>	0.5	0.5	1.625	1.317	1.375	1.111	1.25	1.299	0.25	0.433	0.75	0.968	0.625	0.484
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trilicium aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0.125	0.331	0.75	1.299	4.5	3.354
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitabellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.625	1.111
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbellifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	1.08	1.63	0.71	0.55	3.46	1.67	4.12	1.88	2.88	1.17	4.5	2.18	9.62	5.14

FECHA DE RECOLECCION		1-VI		14-VI		3-VII		18-VII		1-VIII		28-VIII	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	
<i>Agrostis castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Aira caryophyllaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Aira praecox</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Amaranthus albus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Anagallis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Andryala integrifolia</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Anthemis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Anthriscus cnicifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Apera interrupta</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	
<i>Aphanes microcarpa</i>	0.375	0.992	0	0	0.375	0.696	0	0	0	0	0.125	0.331	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Arabis parvula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Arenaria leptoclados</i>	1.125	0.927	1.75	2.586	0.5	0.5	0.5	0.707	0.375	0.484	0.125	0.331	
<i>Asteriscus aquaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Bliterrula pelecus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	
<i>Brassica barbellieri</i>	0.5	1	0.75	1.639	0.625	1.317	0	0	0.125	0.331	0	0	
<i>Bromus hordeaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Campanula erinus</i>	0.25	0.661	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	
<i>Capella bursa-pastoris</i>	0.875	1.364	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cardamine hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Carduus pycnocephalus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Carex divisa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Centaurea melitensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cerastium glomeratum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cerastium semidecandrum</i>	0.5	1	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	
<i>Chamaemelum mixtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Chenopodium foliosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cistus ladanifer</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	1.323	
<i>Crassula tillaea</i>	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Crepis capillaris</i>	0.125	0.331	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	
<i>Cruciata pedemontana</i>	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	
<i>Cucumis myriocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Echium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Epilobium hirsutum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Epilobium tetragonum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Erodium cicutarium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Erodium moschatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Erophila verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Filago pyramidata</i>	0	0	0.375	0.696	0	0	0	0	0.125	0.331	0.5	1	
<i>Gagea lutea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Galien murale</i>	0.5	1	0.125	0.331	0.375	0.484	0	0	0.25	0.433	0.125	0.331	
<i>Galien parisiense</i>	0.5	0.5	1.125	1.536	0.125	0.331	0.25	0.433	0.125	0.331	0	0	
<i>Galien spurium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	
<i>Geranium molle</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Geranium robertianum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Geranium rotundifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Helianthemum salicifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Heliotropium europaeum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Herniaria hirsuta</i>	5.625	2.643	8.25	4.657	3.75	3.269	3.375	4.299	1.875	2.803	0.625	0.696	
<i>Holcus setiglenis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Hordeum marinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Hypochoeris glabra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Juncus acutiflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Juncus biflorus</i>	0.25	0.661	1.125	2.619	1.5	3.279	0.125	0.331	0	0	0	0	
<i>Juncus inflexus</i>	0	0	0	0	1.75	4.63	0	0	0.375	0.992	0	0	
<i>Legousia castellana</i>	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Logfia gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Logfia minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	
<i>Lolium rigidum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Lophoclosa cristata</i>	0.25	0.433	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Lonic corniculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Malva hispanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Malva sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Medicago minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Menha pulegium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Menha suaveolens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Mibora minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Microphyllum tenellum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

FECHA DE RECOLECCION	1-VI		14-VI		3-VII		18-VII		1-VIII		28-VIII	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0.75	1.299	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Neausterna apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parenticellia latifolia</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	2.5	1.936	2.875	2.027	0.875	1.053	0.25	0.433	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0	0	0.5	1.323	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	2.875	3.723	0.375	0.484	0.25	0.433	0.75	1.09	0	0	0.25	0.433
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum coespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	15.13	10.31	13.88	8.085	11.5	11.48	11.38	15.11	5.625	5.219	1.375	1.728
<i>Spergularia purpurea</i>	7.25	3.031	16.5	8.216	4	4.583	2.5	3.571	1	1.225	0.375	0.484
<i>Stellaria media</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0.375	0.696	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0.375	0.484	0	0	3.25	2.773	2.25	1.92	4.125	2.759	5.625	3.603
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0.25	0.661	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0.875	1.965	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	2.5	2.598	0.625	0.857	1	0.866	0.875	0.927	0.5	1	0.25	0.661
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia kathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitaibeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0.5	0.5	0.5	0.707	0	0	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia satilateralis</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gramínea indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Umbelífera indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	14.62	6.73	16.67	6.17	10.71	6.32	7.67	6.46	5.21	4.09	3.5	1.46

La endozoocoria por herbívoros

FECHA DE RECOLECCION	25-IV-1991		23-V-1991		25-VI-1991		25-VII-1991		23-VIII-1991		26-IX-1991		24-X-1991	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0.25	0.433	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neotostema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucellia latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0	0	0.375	0.696	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex anglocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	6.875	4.106	3	1.581	0.5	0.707	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stymbrium runcinatum</i>	0	0	1.375	0.992	6.5	3.202	6.125	3.551	2	2.121	1.125	1.166	0.625	1.317
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0.625	0.857	2.5	1.323	0.375	0.696	0.25	0.661	0.125	0.331	0	0
<i>Stellaria media</i>	0.625	0.696	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0.5	0.707	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0.125	0.331	1.125	1.269	1.625	0.857	1.75	1.299	0.75	0.829	0.25	0.433
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0.125	0.331	4.75	6.685	0.375	0.484	0.5	1	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica verna</i>	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kluibelliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbellifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	3.58	2.00	4.83	2.72	4.67	1.54	3.58	1.70	1.62	0.58	1.04	0.60	0.42	0.68

[illegible]

La endozoocoria por herbívoros

FECHA DE RECOLECCION	4-XII-1991		21-I-1992		24-II-1992		7-IV-1992		13-V-1992		23-VI-1992	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neotostema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucella latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Poa annua</i>	0	0	0	0	0	0	1.125	2.315	0.125	0.331	0	0
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex anglocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0.375	0.696	0.5	0.707
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holochloenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	0.625	0.857	0.25	0.661	0.125	0.331	0	0	1	1.118	0.875	1.053
<i>Spergularia purpurea</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	1.875	1.364	1.875	1.965
<i>Stellaria media</i>	0	0	0	0	0	0	1	0.707	0	0	0.125	0.331
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0.25	0.661	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.696
<i>Vicia latyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitalbeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0.5	0.707
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gramíneas indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Umbellifera indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	0.62	0.42	0.21	0.31	0.17	0.25	1.21	0.87	5.21	2.64	2.5	1.17

FECHA DE RECOLECCION	24-II		9-III		22-III		7-IV		19-IV		4-V		21-V	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrorotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrorotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrorotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Neostema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucella latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago agria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.992
<i>Poa annua</i>	0.25	0.661	4.875	3.407	3	7.937	14.63	9.695	7.75	3.562	6.75	4.265	2.25	1.639
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polypogon monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex anglocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	3.75	2.727	2	2.398	8.5	7.794
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium rusciniatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Stellaria media</i>	6.875	6.954	44.25	38.82	19.25	50.93	36.75	48.95	21.13	13.9	15.5	8.396	4.625	2.176
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium renum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0.25	0.433
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0.5	0.707	1.625	1.495	2.625	1.996	15.88	6.133
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitaibeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.625	0.857
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbellifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	2.46	2.38	16.58	14.49	32.46	17.24	20.04	19.18	13.79	5.86	14.29	8.77	18.71	6.06

FECHA DE RECOLECCION	1-VI		14-VI		3-VII		18-VII		1-VIII		28-VIII	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis alscolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis peroonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neostema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucella latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0.375	0.484	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	0.375	0.696	1.25	1.299	0	0	0.375	0.696	0	0	0.125	0.331
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0.5	1	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	1.125	1.965	0.5	0.5	0.375	0.696	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Polypogon monspeliensis</i>	0	0	0	0	0.375	0.484	0.25	0.661	0	0	0.125	0.331
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Sagina apetala</i>	3.625	2.955	6.75	3.527	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium rusciniatum</i>	0	0	0.25	0.433	0.875	1.269	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Spergularia purpurea</i>	1.25	0.968	1.125	0.781	0.125	0.331	1.125	1.536	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	0.125	0.331	0.5	1.323	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0.125	0.331	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0.625	0.696	0	0	0	0	0	0	0.375	0.696
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0.125	0.331	0.75	1.639	0.75	0.968	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0.75	1.984	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0.25	0.661	0.375	0.484	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	29.38	10.64
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.25	1.09
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0.875	1.691	0.125	0.331	0.25	0.433	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	8.375	3.806	13	5.612	1.25	1.639	0.125	0.331	0	0	0.375	0.484
<i>Veronica verna</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola hixabelliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0.125	0.331	0.25	0.433	0.125	0.331	0	0	0.375	0.696	0.25	0.661
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0.75	0.968	0.25	0.433	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbellifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	9.42	2.87	15.12	6.16	20.96	15.84	10.75	19.79	6.25	13.65	11.42	2.95

La endozoocoria por herbívoros

FECHA DE RECOLECCION	25-IV-1991		23-V-1991		25-VI-1991		25-VII-1991		23-VIII-1991		26-IX-1991		24-X-1991	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neostema apulum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucellia latifolia</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0.375	0.992	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0.75	1.299	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	1.625	2.955	0.5	0.707	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polypogon monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	9.375	9.565	0.5	0.5	0.375	0.484	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0.625	1.654	0.5	1	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Setum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium rusciniatum</i>	0.125	0.331	0	0	0.25	0.433	0	0	0.875	1.691	0	0	0.125	0.331
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0.25	0.661	0.625	0.857	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	7.125	2.027	0.5	0.5	0.125	0.331	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0.375	0.696	0	0	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium rificatum</i>	0.25	0.433	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0.25	0.661	0.625	0.992	0.375	0.696	0.125	0.331	0.125	0.331	0.625	0.484
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0.5	0.866	5.125	5.158	1.625	1.409	0.125	0.331	0.375	0.484	0.375	0.696	0.5	0.5
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kisaibeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0.25	0.433	0.5	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gramínea indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Umbelífera indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	8.42	5.55	4.83	3.16	6.79	3.54	2.71	5.54	9	11.34	11.54	21.46	3.17	3.81

MUESTRAS DE EXCREMENTO DE GAMO RECOLECTADAS EN 1991-92 (N. de semillas/gramo de excremento seco)												
FECHA DE RECOLECCION	4-XII-1991		21-I-1992		24-II-1992		7-IV-1992		13-V-1992		23-VI-1992	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Agrostis castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aira caryophyllaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aira praecox</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amaranthus albus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anagallis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Andryala integrifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthemis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthriscus comacalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apera interrupta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphanes microcarpa</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0.625	1.111	0.625	0.484	0.125	0.331
<i>Arabisidopsis thaliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arabis parvula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arenaria leptoclados</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0.625	0.857	0	0
<i>Asteriscus aquaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Biserrula pelecinus</i>	0.75	1.299	0.5	1.323	0.5	1	0.125	0.331	0.25	0.433	0.125	0.331
<i>Brassica boreallerii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bromus hordeaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433
<i>Campanula erinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Capeella bursa-pastoris</i>	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0.375	0.992	2.375	2.176	0.5	0.707
<i>Cardamine hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Carduus pycnocephalus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex divisa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centaurea melitensis</i>	0	0	0	0	0	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Cerastium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	3.75	5.585	0.25	0.433
<i>Cerastium semidecandrum</i>	0	0	0	0	0	0	1.375	1.867	1.5	2.55	0.25	0.661
<i>Chamaemelum nixtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium foliosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cistus ladanifer</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crassula tilloea</i>	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Crepis capillaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crucialia pedemoniana</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0
<i>Cucumis myriocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Echium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epilobium hirsutum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epilobium tetragonum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erodium cicutarium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Erodium moschatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0
<i>Erophila verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Filago pyramidata</i>	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0
<i>Gagea lutea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium murale</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium parisiense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium sparsum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium molle</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Geranium robertianum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium rotundifolium</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0.625	1.317	0.125	0.331
<i>Helianthemum salicifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heliotropium europaeum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Herniaria hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Holcus setigermis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hordeum murinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypochoeris glabra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus acutiflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus biflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus inflexus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Legosmia castellana</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Logfia gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Logfia minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.484
<i>Lolium rigidum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lophocloa cristata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lonic corniculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malva hispanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malva sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Medicago minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Meniha pulegium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Meniha suaveolens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mibora minima</i>	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0
<i>Microspernum tenellum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

FECHA DE RECOLECCION	4-XII-1991		21-I-1992		24-II-1992		7-IV-1992		13-V-1992		23-VI-1992	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis peroonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neosotema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucellia latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	0	0	0	0	1	1.323	7.125	3.887	0.75	0.968	0.125	0.331
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polypogon monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex anglocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holzschousenii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum coelestinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	0	0	0.375	0.696	1.125	0.927	0	0	0.5	0.707	0.125	0.331
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	8	5.172	1.25	1.92
<i>Stellaria media</i>	0	0	0	0	0.375	0.484	8.25	6.26	1.875	4.594	0.125	0.331
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0	0	0.125	0.331	0.25	0.661	0	0	0.625	0.696	0.625	0.992
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola hitalbeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	1.625	1.576
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.875	1.053	0.75	0.661
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gramíneas indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Umbelífera indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	0.42	0.58	0.5	0.71	1.38	0.49	6.25	3.62	7.88	3.94	2.42	1.14

La endozoocoria por herbívoros

FECHA DE RECOLECCION	24-II		9-III		22-III		7-IV		19-IV		4-V		21-V	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.375	0.696	0.125	0.331
<i>Neostemna apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucellia latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago agria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	0.25	0.433	0	0	2.75	3.455	3.286	4.772	0.375	0.992	1	1.658	0.75	0.968
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum montpeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex anglocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0	0	0	0	0	0	0.286	0.452	0.75	0.968	1.75	1.561	1.5	1.871
<i>Scandix aestivalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0.143	0.35	0	0	0	0	0	0
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	0	0	0.75	1.09	3.625	3.462	11.29	8.859	3.125	2.713	3.875	3.723	4.375	7.905
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0	0	0	0	0.143	0.35	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0.286	0.452	0.625	0.857	0.875	1.053	0.75	0.968
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0.25	0.433	2.5	2.55	2	3.202
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitalbeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbelifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	0.17	0.18	0.17	0.20	1.15	1.24	3.33	3.16	1.98	1.54	3.33	3.81	2.71	2.40

La endozoocoria por herbívoros

FECHA DE RECOLECCION	1-VI		14-VI		3-VII		18-VII		1-VIII		28-VIII	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrorotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrorotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrorotis stricta</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Neotestera apulum</i>	0	0	0	0	2.375	3.352	0	0	0	0	0.5	1.323
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Potentilla latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0.25	0.433	0.625	0.696	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0.375	0.992	5	5.148	5.5	7.681	1.5	1.414	4.375	6.46
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0.5	1	0.375	0.484	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	2.25	2.165	3.125	1.615	0.5	0.707	0	0	0.375	0.992	0	0
<i>Scandix oleracea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holochloa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.625	1.111	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium rusciniatum</i>	0	0	1	1.118	0.375	0.696	0	0	0	0	0.375	0.696
<i>Spergularia purpurea</i>	2.75	1.714	53	55.15	0.875	1.364	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331
<i>Stellaria media</i>	0.5	1	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Trifolium cernuum</i>	0.375	0.696	0.25	0.661	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirsutum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0.25	0.661	0	0	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0.125	0.331	0.5	1	0.25	0.661	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	3.125	7.524	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0.125	0.331	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	1.125	1.536	0.125	0.331	0.125	0.331
<i>Veronica arvensis</i>	18.63	16.09	5.25	12.39	0.5	0.707	0.125	0.331	0	0	0.375	0.992
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitalbeliana</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0	0.25	0.433
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0.375	0.484	0.25	0.433	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0.5	1	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gramineae indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Umbellifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0.375	0.484	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0.125	0.331	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	6.71	4.79	14.67	8.27	13.12	13.49	27.38	25.14	17.04	22.74	11.42	11.39

MUESTRAS DE EXCREMENTO DE CIERVO RECOLECTADAS EN 1991-92 (N. de semillas/gramo de excremento seco)

FECHA DE RECOLECCION	25-IV-1991		23-V-1991		25-VI-1991		25-VII-1991		23-VIII-1991		26-IX-1991		24-X-1991	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Agrostis castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Aira caryophyllaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aira praecox</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amaranthus albus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anagallis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Andryala integrifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthemis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	1	0	0	0	0
<i>Anthriscus cancellis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apera interrupta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphanes microcarpa</i>	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Arabidopsis thaliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arabis parvula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arenaria leptoclados</i>	0	0	0.375	0.696	0.375	0.696	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Asteriscus aquaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Biserrula pelecus</i>	0.5	1	0	0	1.25	2.046	2.625	3.638	11.13	7.339	4.125	6.508	4.375	7.936
<i>Brassica barbellieri</i>	0	0	0	0	0.625	1.111	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bromus hordeaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campanula erinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Capella bursa-pastoris</i>	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cardamine hirsuta</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carduus pycnocephalus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex divisa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centaurea melitensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerastium glomeratum</i>	5.25	7.79	0.75	0.968	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerastium semidecandrum</i>	7.625	5.36	0.25	0.661	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Chamaemelum mixtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium foliosum</i>	0	0	0.5	1.323	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cistus ladanifer</i>	0	0	0	0	8.375	12.1	241.6	332.6	46.63	123.4	26.63	36.76	1	2.291
<i>Crassula tillaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crepis capillaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cruciana pedemontana</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Cucumis myriocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Echium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epilobium hirsutum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epilobium tetragonum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erodium cicutarium</i>	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erodium moschatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erophila verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Filago pyramidata</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Gagea lutea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium marale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Galium parisiense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Galium spurium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium molle</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Geranium robertianum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium rotundifolium</i>	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Helianthemum salicifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heliotropium europaeum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Herniaria hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holcus setiglumis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hordeum marinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypochoeris glabra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus acutiflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus bufonius</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	1.625	4.299	0.75	1.09	0	0	0	0
<i>Juncus inflexus</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0.625	1.654	0.375	0.696	0.125	0.331	0	0
<i>Legumia castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lofia gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lofia minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Lolium rigidum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lophocloa cristata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lotus corniculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malva hispanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malva sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Medicago minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mentha pulegium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.875	1.965	0	0	0	0
<i>Mentha suaveolens</i>	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Mibora minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Microphyllum tenellum</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0

FECHA DE RECOLECCION	25-IV-1991		23-V-1991		25-VI-1991		25-VII-1991		23-VIII-1991		26-IX-1991		24-X-1991	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Nicotiana glauca</i>	0	0	0	0	0.375	0.992	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentesella latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	3.25	6.476	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	3.25	3.031	0.25	0.433	0.75	1.639	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0.25	0.433
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0.75	1.09	2.5	5.148	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	4.25	2.905	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium rensum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0.625	1.654	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.484
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0.25	0.661	0.125	0.331	0	0	0.25	0.433	0.25	0.433	0.125	0.331
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0.5	1.323	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	1.25	1.09	1.75	2.487	0.875	1.166	0.5	0.707	0.5	0.707	0.5	1	0.5	1.323
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitabelliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0.5	0.5	0.375	0.696	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbelifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	8.79	6.77	2.17	1.75	5.38	5.69	83	117.4	20.96	41.82	10.83	14.88	2.38	3.05

MUESTRAS DE EXCREMENTO DE CIERVO RECOLECTADAS EN 1991-92 (N. de semillas/gramo de excremento seco)													
FECHA DE RECOLECCION	4-XII-1991		21-I-1992		24-II-1992		7-IV-1992		13-V-1992		23-VI-1992		
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	
<i>Agrostis castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Aira caryophyllaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Aira praecox</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Amaranthus albus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Anagallis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Andryala integrifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Anthemis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Anthriscus cuncialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Apera interrupta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Aphanes microcarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Arabis parvula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Arenaria leptoclados</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	
<i>Asteriscus aquaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Biserrula pelecus</i>	0.667	1.106	0	0	0.625	1.317	0.25	0.433	0	0	0	0	
<i>Brassica barrelieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Bromus hordeaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Campanula erinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Capella bursa-pastoris</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	1.875	1.536	0.125	0.331	
<i>Cardamine hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Carduus pycnocephalus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Carex divisa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Centaurea melitensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cerastium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	
<i>Cerastium semidecandrum</i>	0	0	0	0	0	0	0.5	1	0.125	0.331	0	0	
<i>Chamaemelum nictum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Chenopodium foliosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cistus ladanifer</i>	1.833	4.099	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0.5	0.5	
<i>Crassula tillaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Crepis capillaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cruciana pedemontana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Cucumis myriocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Echium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Epilobium hirsutum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Epilobium tetragonum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Erodium cicutarium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	
<i>Erodium moschatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Erophila verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Filago pyramidalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Gagea lutea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Galium murale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	
<i>Galium parisiense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Galium sparsum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Geranium molle</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	
<i>Geranium robertianum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Geranium rotundifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	
<i>Helianthemum salicifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Heliotropium europaeum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Herniaria hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Holcus setiglumis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Hordeum murinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Hypochoeris glabra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Juncus acutiflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.5	3.969	
<i>Juncus biflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Juncus inflexus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Legousia castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Logfia gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	
<i>Logfia minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Lolium rigidum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Lophocloa cristata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Lotus corniculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Malva hispanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Malva sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Medicago minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Mentha pulegium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Mentha suaveolens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Mibora minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Micropyrum tenellum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

FECHA DE RECOLECCION	4-XII-1991		21-I-1992		24-II-1992		7-IV-1992		13-V-1992		23-VI-1992	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis peroonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neototema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucellia latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phlox pratenae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Poa annua</i>	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661	0.125	0.331	0	0
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.75	1.392	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum montpensienis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.25	13.89
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0.125	0.331
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium rusciniatum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	12.88	23.61	0.25	0.433
<i>Stellaria media</i>	0	0	0	0	0	0	1.5	1.581	0.125	0.331	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0.25	0.661	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0.707	0.125	0.331
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0.875	0.927	0.25	0.433
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kisaibeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0.75	1.09
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661	0.375	0.484	0.875	0.599
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Graminea indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Umbelifera indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	0.83	1.44	0.17	0.25	0.25	0.58	1.29	1.16	6.29	8.16	3.29	6.39

FECHA DE RECOLECCION	24-II	9-III	22-III	7-IV	19-IV
----------------------	-------	-------	--------	------	-------

[illegible]

FECHA DE RECOLECCION	24-II		9-III		22-III		7-IV		19-IV		4-V		21-V	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.696
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neotoma apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucellia latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0.375	0.696
<i>Poa annua</i>	0	0	0.25	0.661	0.625	0.696	3.125	2.472	4.875	4.371	9.25	7.886	22.63	24.42
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.625	0.857
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	1.75	3.929
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex anglocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.625	1.654	4	4.528	25.88	14.57
<i>Scandix austriaca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holochloensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Strymonium runcinatum</i>	0	0	1.875	4.226	0	0	0.375	0.696	0.375	0.696	0	0	0.625	0.992
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.375	2.826
<i>Stellaria media</i>	0	0	0.125	0.331	3.375	2.913	5	3.279	5.125	3.655	6	4.272	7.375	7.088
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0.375	0.484	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0.125	0.331	1.125	0.781	1.625	1.728	1.75	1.479	0	0	0.375	0.696
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagallodes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	1.375	1.654	12.63	8.077
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kisaibeliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.75	1.09
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gramínea indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Umbellifera indeterminada	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Especie indeterminada 3	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
Total especies	0.06	0.12	0.42	0.74	0.90	0.58	1.96	0.84	2.67	1.93	5.75	3.10	22.65	13.01

MUESTRAS DE EXCREMENTO DE VACA RECOLECTADAS EN 1990 (N. de semillas/gramo de excremento seco)

FECHA DE RECOLECCION	1-VI		14-VI		3-VII		18-VII		1-VIII		28-VIII	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Agrostis castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Aira caryophyllaea</i>	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aira praecox</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amaranthus albus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	7.125	15.88	0.125	0.331
<i>Anagallis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Andryala integrifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthemis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.25	0.433
<i>Anthriscus cnicalis</i>	0	0	0.875	1.053	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Apera interrupta</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphanes microcarpa</i>	5.5	5	0.25	0.433	1.75	1.479	0	0	0	0	0	0
<i>Arabidopsis thaliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arabis parvula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arenaria leptoclados</i>	10.38	5.655	5.375	3.462	1.75	1.09	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Asteriscus aquaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Biserrula pelecinus</i>	0.625	1.654	1.625	1.798	4.25	1.299	5.875	1.9	0	0	0	0
<i>Brassica barbellieri</i>	0	0	0.5	0.707	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bromus hordeaceus</i>	0.125	0.331	0.75	1.09	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campanula erinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Capella bursa-pastoris</i>	2.625	2.233	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Cardamine hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carduus pycnocephalus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex divisa</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centaurea melitensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerastium glomeratum</i>	26.25	15.63	6.875	5.254	1.5	1.323	0	0	0	0	0	0
<i>Cerastium semidecandrum</i>	3.625	5.266	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chamaemelum nobile</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0
<i>Chenopodium foliosum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0.625	1.654
<i>Cistus ladanifer</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Crassula tilloea</i>	1.75	2.727	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Crepis capillaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cruciata pedemontana</i>	0.25	0.433	0.5	0.707	0.375	0.992	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Cucumis myriocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2.25	3.031	14.63	27.27
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Echium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epilobium hirsutum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.875	7.607
<i>Epilobium tetragonum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erodium cicutarium</i>	0.375	0.696	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Erodium moschatum</i>	0.5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erophila verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Filago pyramidalis</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0.375	0.484	0.5	0.707	0	0
<i>Gajela lutea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium murale</i>	3	2.646	0.5	1	0.125	0.331	0.75	0.829	0.125	0.331	0	0
<i>Galium parisiense</i>	0.125	0.331	1	1.414	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Galium spurium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium molle</i>	2.75	1.714	1.25	1.299	2.375	2.058	0.625	0.696	0	0	0	0
<i>Geranium robertianum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium rotundifolium</i>	6.375	2.913	2.375	1.576	2.375	1.495	3.625	1.409	0	0	0.125	0.331
<i>Helianthemum salicifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hellotropium europaeum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Herniaria hirsuta</i>	0.5	0.707	0.875	1.615	0.25	0.433	0.875	1.269	0	0	0	0
<i>Holcus setiglumis</i>	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hordeum marinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypochoeris glabra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus acutiflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0.375	0.696	0	0	0	0
<i>Juncus bufonius</i>	2.125	2.204	3.125	3.756	2.5	1.658	28.5	56.89	4	5.937	4.875	4.859
<i>Juncus inflexus</i>	0	0	0	0	0.75	1.639	42.5	40.87	0	0	1.375	3.638
<i>Legosia castellana</i>	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Logfia gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Logfia minima</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Lolium rigidum</i>	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	7.625	4.872	11.38	7.968
<i>Lophocloa cristata</i>	0.375	0.696	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lotus corniculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malva hispanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malva sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Medicago minima</i>	0	0	0.25	0.433	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331
<i>Mentha pulegium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mentha suaveolens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Mibora minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Microphyllum tenellum</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0

FECHA DE RECOLECCION	1-VI		14-VI		3-VII		18-VII		1-VIII		28-VIII	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0.625	0.857	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis peruviana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neosotema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Parentucella latifolia</i>	0.375	0.992	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	1.875	2.522	0.375	0.992	2.125	1.965	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0.875	1.269	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	4.375	3.462	1.25	1.479	0.5	0.707	0	0	0	0	0	0
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	1.625	1.932	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0.375	0.696	1.25	1.299	1.25	1.299	0.25	0.661	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	6.5	3.279	9.25	4.71	3.75	2.947	1.375	0.992	0.25	0.433	0.375	0.696
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.5	1.323
<i>Sagina apetala</i>	24.88	11.17	5.875	6.153	0.25	0.433	0	0	0	0	0.25	0.661
<i>Scandix austriaca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holochloenae</i>	0	0	0.625	0.696	0	1	2.646	0.25	0.433	1.625	3.935	
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum coespitosum</i>	0.25	0.661	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0.125	0.331	0.5	0.5	0.5	0.707	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stembris runcinatum</i>	4.625	1.932	1.75	2.332	2.5	2.784	11.5	7.467	0	0	0	0
<i>Spergularia purpurea</i>	19.13	15.85	56	75.18	6.125	15.1	0.25	0.433	0.25	0.433	0.375	0.696
<i>Stellaria media</i>	1.25	1.199	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0.25	0.661	0.625	0.857	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0.375	0.696	5.125	3.756	3.375	3.199	1.625	1.218	0.375	0.484	0.125	0.331
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0.75	0.968	1.625	1.576	0.875	1.615	0.25	0.433	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0.25	0.433	0.125	0.331	1.5	1.5	2.5	2	0.125	0.331	0.875	1.053
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0.25	0.433	0.375	0.992	0.125	0.331
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0.875	1.615	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.125	0.331
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0.125	0.331	1.625	0.992	0.125	0.331	0	0	0.375	0.484
<i>Trifolium tomentosum</i>	0.375	0.484	0.25	0.433	5.5	4.444	6.5	4.444	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	19.5	34.62	2.5	2.398	0	0	0.625	0.857	0	0	0.125	0.331
<i>Urtica urens</i>	1.125	2.619	0.75	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	1.5	3.969	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	25.13	11.33	7.5	5.831	4.625	2.913	0.25	0.433	0	0	0	0
<i>Veronica verna</i>	0.5	0.707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitalbellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	1.875	1.166	4.5	3.5	2.75	2.046	0.25	0.433	0.125	0.331	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	2.875	1.833	0.875	0.927	0.375	0.696	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0.25	0.661	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0.5	0.866	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Umbellifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.696	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0.375	0.992	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	31.17	9.89	21.42	14.02	9.88	3.05	18.94	18.10	4.38	3.62	7	5.31

La endozoocoria por herbívoros

FECHA DE RECOLECCION	25-IV-1991		23-V-1991		25-VI-1991		25-VII-1991		23-VIII-1991		26-IX-1991		24-X-1991	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis perzonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neosotema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentocella latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	5	3.937	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa annua</i>	0.625	1.654	4.375	1.111	0.125	0.331	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0.375	0.696	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0.75	0.829	0	0	0.875	1.166	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex anglocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0	0	1.875	1.269	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.375	1.218	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum cataractarum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium rusciniatum</i>	0	0	0.125	0.331	0.25	0.661	0.375	0.484	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0.125	0.331	2.75	3.031	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stellaria media</i>	1	2.646	1.125	1.053	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0.25	0.661	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0.5	1.323	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium retusum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium scabrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0.125	0.331	0.25	0.433	0.375	0.696	0	0	0.125	0.331	0.25	0.661
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urtica urens</i>	0	0	0.25	0.433	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagallides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0	0	4.375	3.352	0.5	0.707	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Veronica verna</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kitalbelliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0	0	0	0	0.375	0.696	0.125	0.331	0.375	0.992	0	0	0	0
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0	0	2.125	1.9	2	1.225	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia unilateralis</i>	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbellifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	9.29	4.29	10.67	4.93	8.75	3.61	3.21	3.96	2.29	1.72	1.42	0.75	2.79	1.76

MUESTRAS DE EXCREMENTO DE VACA RECOLECTADAS EN 1991-92 (N. de semillas/gramo de excremento seco)

FECHA DE RECOLECCION ESPECIES	4-XII-1991		21-I-1992		24-II-1992		7-IV-1992		13-V-1992		23-VI-1992	
	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Agrostis castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aira caryophyllaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,125	0,331	0	0
<i>Aira praecox</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amaranthus albus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anagallis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Andryala integrifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthemis arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthriscus caucalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Apera interrupta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphanes microcarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,25	0,433	0	0
<i>Arabisidopsis italiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,25	0,433	0	0
<i>Arabis parvula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arenaria leptoclados</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,75	1,09	0	0
<i>Asteriscus aquaticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Biserrula plecticus</i>	0,25	0,661	0,125	0,331	0	0	0	0	0,125	0,331	0	0
<i>Brassica barbellieri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bromus hordeaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campanula erinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1,658	0,25	0,661
<i>Cardamine hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carduus pycnocephalus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex divisa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centaurea melitensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerastium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0,125	0,331	0,375	0,484	0	0
<i>Cerastium semidecondrum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,125	0,331	0	0
<i>Chamaemelum mixtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chenopodium foliosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cistus ladanifer</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crassula tillaea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crepis capillaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cruciata pedemontana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cucumis myriocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0,25	0,433	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Echium vulgare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epilobium hirsutum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Epilobium tetragonum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erodium cicutarium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,707	0	0
<i>Erodium moschatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erophila verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Filago pyramidalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,125	0,331
<i>Gagea lutea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium marale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,125	0,331
<i>Galium parisiense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Galium spurius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium molle</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1,25	0,968	0	0
<i>Geranium robertianum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geranium rotundifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0,125	0,331	0,125	0,331
<i>Helianthemum aedificolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Heliotropium europaeum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Herniaria hirsuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holcus setigulus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hordeum murinum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypochoeris glabra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus acutiflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juncus biflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,25	0,433
<i>Juncus inflexus</i>	0	0	0	0	0,125	0,331	0	0	0	0	0	0
<i>Legosaria castellana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0,125	0,331	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Logfia gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Logfia minima</i>	0	0	0	0	0	0	0,125	0,331	0	0	0,25	0,433
<i>Lolium rigidum</i>	0	0	0	0	0,125	0,331	0,25	0,433	0	0	0,25	0,661
<i>Lophocloa cristata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lotus corniculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malva hispanica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malva sylvestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Medicago minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mentha pulegium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mentha suaveolens</i>	0,125	0,331	0	0	0	0	0,125	0,331	0	0	0	0
<i>Mibora minima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,125	0,331
<i>Microgynum tenellum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

FECHA DE RECOLECCION	4-XII-1991		21-I-1992		24-II-1992		7-IV-1992		13-V-1992		23-VI-1992	
ESPECIES	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.	Media	D.t.
<i>Moenchia erecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis discolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis persoonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myosotis stricta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neostema apulum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver rhoeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Papaver somniferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parentucellia latifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Phleum pratense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago afra</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago coronopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago lagopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Plantago loeflingii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Poa annua</i>	0.25	0.661	0.375	0.484	1.625	1.495	0.75	0.433	0.5	0.707	0.125	0.331
<i>Poa bulbosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Poa trivialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433
<i>Polygonum aviculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygonum monspeliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sagina apetala</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.484	0	0
<i>Scandix australis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus holoschoenus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scirpus setaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scleranthus annuus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sedum caespitosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Sherardia arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Silene gallica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	0	0	0.125	0.331	0	0	0.5	0.5	0.5	0.707	0.125	0.331
<i>Spergularia purpurea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0.125	0.331
<i>Stellaria media</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	1.375	1.932	0.625	0.992	0	0
<i>Trifolium arvense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium cernuum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium hirtum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium repens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium striatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium subterraneum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium suffocatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium tomentosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triticum aestivum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331
<i>Urtica urens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0	0
<i>Verbascum thapsus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Verbena officinalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica anagalloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Veronica arvensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0.433	0.125	0.331
<i>Veronica verna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vicia lathyroides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Viola kikaibelliana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia ciliata</i>	0.125	0.331	0.125	0.331	0	0	0.125	0.331	0.25	0.433	0.375	0.696
<i>Vulpia membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia muralis</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	3.5	4.123	0.125	0.331
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.125	0.331	0.25	0.433
<i>Vulpia unilateralis</i>	0.125	0.331	0	0	0	0	0	0	0	0	0.375	0.484
<i>Carex sp1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex sp2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Graminea indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Umbelifera indeterminada</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 1</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Especie indeterminada 3</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total especies	0.5	0.64	0.25	0.24	0.62	0.49	1.12	0.92	4.25	2.25	1.29	0.97

CARACTERISTICAS MAS RELEVANTES DE LA FINCA "CASTILLO DE VIÑUELAS"

La finca se encuentra ubicada en las proximidades de Madrid, apenas a 20 kilómetros al norte de la capital, sobre las arcosas miocénicas de la "Facies Madrid".

Se trata de una dehesa en la que los jarales, acompañados por encinas jóvenes, dominan las partes altas de las lomas. Las laderas y zonas bajas, por contra, se hallan cubiertas por pastizales dominados por especies anuales con un dosel arbóreo de encinas de gran tamaño. Estas últimas son sustituidas por fresnos en las terrazas aluviales, y de forma más restringida por quejigos en áreas medianamente húmedas.

Las laderas son roturadas periódicamente para evitar la invasión del matorral, lo que genera un mosaico de pastizales de diferentes edades sucesionales y matorrales de pequeño porte dominados por Santolina rosmarinifolia, Thymus zygis, T. mastichina y Lavandula stoechas subsp. pedunculata.

Las comunidades pratenses de la finca se organizan en función de los condicionantes de uso mencionados y de los sistemas hidroedafológicos de ladera-vaguada que se desarrollan.

Por último, la elevada densidad de herbívoros que soporta la finca (vacas, ciervos, gamos y conejos) tiene importantes efectos sobre los pastizales, no siendo infrecuentes las áreas que presentan claros indicios de nitrificación.

FORMA DE LA ENCUESTA

Con objeto de su simplificación, se presenta la misma en forma de dos niveles de aproximación a la ecología de las especies: la respuesta frente a la perturbación y nitrificación, y la ubicación de las mismas en el eje de humedad y calidad de suelos que se asocia al sistema ladera-vaguada.

Siguiendo este esquema, se distinguen en primer lugar especies de tendencia ruderal-nitrófila frente a las que carecen del mismo.

En el segundo nivel de aproximación, se diferencian tres tipos básicos de situaciones:

- **A. Formaciones sobre suelos esqueléticos**, caracterizadas por una gran pobreza del medio y una mayor sequedad debida a la textura arenosa del sustrato y a su posición topográfica, generalmente elevada. La situación más característica correspondería a las laderas más empobrecidas, en las que se desarrolla el matorral acompañado de un pastizal ralo y de pequeña talla.
- **B. Pastizales asentados en situaciones intermedias de disponibilidad hídrica y calidad de suelos**. En este tipo de medios se incluyen los pastos de las dehesas y demás zonas intermedias de la finca.

- C. Fondos de valles y terrazas próximas a los cauces, que disponen de un balance hídrico más favorable y unos suelos más ricos en materiales finos y nutrientes. Como contrapartida, se encuentran más sometidos al frío invernal por el estancamiento de nieblas y masas de aire frío. Esta situación es típica de las fresnedas.

ENCUESTA HABITAT DE LAS ESPECIES MAS FRECUENTES EN VIÑUELAS

	NITROFILA		TIPO DE PASTIZAL			
	SI	NO	A	B	C	OBSERV.
Agrostis castellana	0	7	0	4	7	
Anchusa undulata	5	2	3	6	1	
Andryala integrifolia	4	4	6	6	1	
Aphanes microcarpa	1	6	6	6	0	
Arenaria leptoclados	2	5	4	6	0	
Arrhenatherum album	1	7	1	7	4	
Asteriscus aquaticus	5	3	4	4	2	
Asterolinon linum-stellatum	3	6	6	3	0	
Biserrula pelecinus	1	6	5	7	0	
Brassica barrelieri	5	5	3	7	1	
Bromus hordeaceus	7	3	4	6	5	
Bromus tectorum	5	2	5	5	0	
Capsella rubella	7	2	3	5	2	
Capsella bursa-pastoris	6	1	2	6	2	
Carduus pycnocephalus	6	1	2	7	2	
Carex divisa	1	6	0	1	6	
Carlina racemosa	7	2	2	8	3	
Centaurea melitensis	7	3	3	7	1	
Cerastium glomeratum	5	3	4	6	3	
Cerastium semidecandrum	1	5	4	4	0	
Cistus ladanifer	0	8	7	5	0	
Crassula tillaea	3	5	8	2	0	
Crepis capillaris	3	5	4	6	5	
Cruciata pedemontana	1	4	1	2	2	
Cucumis myriocarpus	4	0	0	2	3	
Chenopodium opulifolium	7	0	3	4	3	
Echium vulgare	5	2	4	5	2	
Erodium cicutarium	5	3	6	6	1	
Eryngium campestre	5	3	3	6	2	
Evax carpetana	0	7	8	2	0	
Festuca ampla	0	7	0	2	6	
Festuca arundinacea	1	6	0	0	6	
Filago pyramidata	3	6	5	4	0	
Galium murale	2	3	4	5	0	
Galium parisiense	2	6	5	7	2	
Geranium molle	8	3	3	6	3	
Geranium rotundifolium	7	4	3	5	1	
Heliotropium europaeum	7	2	3	6	4	
Herniaria hirsuta	3	4	6	6	0	
Holcus setiglumis	0	6	1	5	2	
Hordeum murinum	8	0	2	5	4	
Hypochoeris glabra	2	5	6	6	0	
Juncus bufonius	1	7	2	6	7	
Leontodon taraxacoides	3	5	5	7	2	
Logfia gallica	2	5	7	5	0	
Logfia minima	2	8	8	6	1	
Lolium rigidum	6	3	2	5	4	
Melica ciliata	4	7	2	7	5	
Mentha suaveolens	3	4	0	0	7	
Myosotis ramosissima	3	5	2	7	1	
Myosotis stricta	1	4	3	3	0	
Neatostema apulum	5	4	4	4	2	
Plantago afra	3	7	7	5	1	

	NITROFILA		TIPO DE PASTIZAL			
	SI	NO	A	B	C	OBSERV.
Plantago coronopus	4	2	7	7	1	
Plantago loeflingii	3	5	4	4	2	
Poa annua	5	1	4	7	6	
Poa bulbosa	4	6	5	8	3	
Polycarpon tetraphyllum	4	4	6	7	3	
Polypogon monspeliensis	2	5	0	2	5	
Pterocephalus diandrus	2	7	6	5	0	
Quercus rotundifolia	0	7	6	8	0	
Ranunculus parviflorus	3	4	0	7	2	
Rumex angiocarpus	2	6	3	6	4	
Sagina apetala	2	4	5	5	3	
Sanguisorba minor	2	6	2	7	4	
Santolina rosmarinifolia	7	2	3	5	0	
Scirpus holoschoenus	1	6	0	0	8	
Scolymus hispanicus	6	3	2	6	2	
Senecio erucifolius	3	2	0	3	4	
Sisymbrium runcinatum	7	1	1	7	3	
Spergularia purpurea	4	4	7	7	0	
Stellaria media	7	0	1	7	5	
Taeniatherum caput-medusae	4	3	4	7	1	
Thymus zygis	1	7	6	6	0	
Trifolium arvense	2	6	7	6	0	
Trifolium dubium	1	5	2	5	4	
Trifolium glomeratum	3	5	2	7	1	
Trifolium striatum	1	5	1	8	0	
Trifolium suffocatum	2	5	3	6	1	
Trifolium tomentosum	3	5	2	8	0	
Triticum aestivum	4	1	1	3	1	
Tuberaria guttata	1	7	8	3	0	
Urtica urens	8	0	2	7	3	
Verbascum thapsus	4	1	1	6	3	
Veronica arvensis	3	4	5	5	1	
Vicia lathyroides	1	4	1	7	2	
Viola kitaibeliana	3	5	5	6	1	
Vulpia ciliata	3	6	5	7	1	
Vulpia muralis	4	4	5	6	0	
Vulpia unilateralis	1	6	5	4	0	

Resultado del análisis de la selectividad como dispersantes de los cuatro herbívoros considerados. Para las familias con más representantes (4 ó más) se señala el número de especies presentes en la lista de las 99 más frecuentes de la finca y el número de las germinadas de las muestras de excrementos de cada especie animal. Se presenta también la probabilidad calculada mediante el test exacto de Fisher asociada a la tabla de contingencia 2x2 generada a partir de los datos de cada familia. Se señalan en negrita las probabilidades que alcanzan el nivel de significación estadística.

Familias	Lista	Conejo		Gamo		Ciervo		Vaca	
	n	n	p	n	p	n	p	n	p
Ciperáceas	3	0	0,549	1	1,000	1	1,000	1	0,596
Compuestas	19	6	0,444	2	0,001	5	0,040	4	0,001
Geraniáceas	3	0	0,549	3	0,038	3	0,079	3	0,246
Gramíneas	18	5	0,293	4	0,040	5	0,066	9	0,604
Leguminosas	10	5	0,519	8	0,021	7	0,200	10	0,004
Cariofiláceas	7	7	0,001	7	0,003	7	0,006	7	0,018
Borragináceas	5	2	0,391	1	0,378	2	1,000	2	0,650
Crucíferas	4	4	0,024	3	0,320	4	0,056	4	0,130
Plantagináceas	4	3	0,307	4	0,036	2	1,000	3	0,631
Otras	26	8	0,811	11	0,344	13	0,493	13	0,819
Total	99	40	-	44		49	-	56	-

Resultados de la comparación producción de semillas-dispersión por el conejo. Cociente=(sem. disp.+1)/(prod. est.+1)

Especies	Mediana cociente	U de Mann-Whitney	Aprox. Chi-cuad.	N. de cocientes	p
<i>Andryala integrifolia</i>	0.163	1433.5	4.831	6	0.028
<i>Anihemis arvensis</i>	0.500	908.0	0.031	6	0.859
<i>Apera interrupta</i>	0.250	1307.0	0.708	7	0.400
<i>Aphanes microcarpa</i>	0.526	1384.0	0.008	9	0.929
<i>Arenaria leptoclados</i>	0.714	1469.0	0.636	11	0.425
<i>Asteriscus aquaticus</i>	0.091	1744.5	12.484	6	0.000
<i>Biserrula pelecinus</i>	0.092	2251.5	5.718	10	0.017
<i>Brassica barrelieri</i>	0.333	1689.0	1.042	9	0.307
<i>Bromus hordeaceus</i>	0.500	773.0	0.009	5	0.925
<i>Carduus pycnocephalus</i>	0.333	1176.0	0.091	7	0.762
<i>Centaurea melitensis</i>	0.200	1381.0	3.689	6	0.055
<i>Cerastium glomeratum</i>	4.000	190.0	5.834	4	0.016
<i>Cerastium semidecandrum</i>	0.875	1278.5	0.224	9	0.636
<i>Crassula tillaea</i>	3.000	641.0	5.617	8	0.018
<i>Crepis capillaris</i>	0.200	1500.5	2.680	7	0.102
<i>Erodium cicutarium</i>	0.200	1613.5	4.418	7	0.036
<i>Filago pyramidata</i>	0.155	1393.0	3.897	6	0.048
<i>Galium murale</i>	1.250	1154.0	1.971	10	0.160
<i>Galium parisiense</i>	0.500	1124.0	0.008	7	0.930
<i>Geranium molle</i>	0.292	1642.5	3.062	6	0.080
<i>Herniaria hirsuta</i>	3.000	1288.0	1.947	11	0.163
<i>Hypochoeris glabra</i>	0.333	1334.0	0.907	7	0.341
<i>Juncus bufonius</i>	6.500	150.0	6.928	4	0.008
<i>Logfia minima</i>	0.171	1391.5	3.870	6	0.049
<i>Lophocloa cristata</i>	0.225	1760.5	3.780	8	0.052
<i>Medicago minima</i>	0.267	803.5	0.823	4	0.364
<i>Myosotis stricta</i>	0.400	1449.5	0.022	9	0.881
<i>Neatostema apulum</i>	0.200	1704.0	2.981	8	0.084
<i>Plantago afra</i>	0.250	974.5	0.780	5	0.377
<i>Plantago loeflingii</i>	0.500	782.5	0.002	5	0.961
<i>Poa annua</i>	2.000	747.5	7.894	10	0.005
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	1.214	1015.0	2.051	9	0.152
<i>Ranunculus parviflorus</i>	0.500	595.5	0.048	4	0.826
<i>Sagina apetala</i>	2.500	784.5	7.191	10	0.007
<i>Scandix australis</i>	0.183	981.0	3.491	4	0.062
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	92.000	179.5	14.415	7	0.000
<i>Spergularia purpurea</i>	3.950	787.0	7.136	10	0.008
<i>Stellaria media</i>	2.000	590.0	6.588	8	0.010
<i>Trifolium suffocatum</i>	4.000	583.5	4.558	7	0.033
<i>Trifolium tomentosum</i>	0.250	1532.5	1.135	8	0.287
<i>Tuberaria guttata</i>	2.500	220.5	5.064	4	0.024
<i>Veronica arvensis</i>	0.850	1365.0	2.457	12	0.117
<i>Viola kitaibeliana</i>	0.208	1330.5	2.879	6	0.090
<i>Vulpia muralis</i>	0.176	2447.0	9.408	10	0.002
Total especies	0.482	-	-	322	-

RECOLECCIONES DE EXCREMENTOS DE CONEJO 1991-92

Peso (g.) del excremento recogido en las 32 parcelas en cada fecha

Muestra	25-IV	25-V	25-VI	25-VII	25-VIII	26-IX	24-X	4-XII	21-I	24-II	7-IV	23-VI	Total
Maternal 1	0.96	5.02	9.35	11.05	5.23	7.46	5.13	0.42	0.47	0.19	3.16	12.80	59.42
Maternal 2	0.05	0.00	0.53	0.37	0.33	0.00	2.16	0.17	0.15	0.22	0.12	0.24	4.32
Maternal 3	1.14	3.04	5.47	6.63	1.48	1.43	0.48	0.19	0.21	0.73	0.62	2.24	23.66
Maternal 4	0.86	12.33	2.27	2.01	1.49	5.07	2.64	0.65	0.25	0.30	2.57	0.36	30.80
Maternal 5	0.57	0.39	12.49	8.17	4.62	11.23	7.54	2.32	2.16	2.70	4.32	4.99	61.84
Maternal 6	0.50	0.00	0.34	0.58	0.35	3.01	1.27	0.37	0.38	1.17	3.58	0.03	11.48
Maternal 7	0.33	1.34	3.61	2.91	2.10	2.62	2.34	0.76	0.38	1.79	5.08	6.79	30.05
Maternal 8	1.58	4.63	1.16	2.07	1.74	6.23	2.46	0.66	2.51	3.99	3.06	3.05	32.34
Dehesa 1	2.69	0.23	1.19	1.11	1.38	2.47	2.22	0.98	0.20	0.15	0.00	0.87	13.49
Dehesa 2	0.53	0.00	2.60	3.20	4.16	5.99	2.31	0.00	0.78	0.85	0.44	5.69	26.55
Dehesa 3	0.48	0.17	1.44	2.83	0.96	2.14	2.31	0.00	0.25	0.03	0.14	0.08	10.85
Dehesa 4	1.77	0.13	2.23	1.29	1.31	1.21	2.37	0.08	0.17	0.35	0.14	0.57	11.62
Dehesa 5	0.19	0.00	0.39	4.51	4.85	3.42	1.55	0.71	0.24	0.80	0.40	0.84	17.70
Dehesa 6	2.82	3.54	17.35	9.85	9.51	7.79	4.22	0.86	0.21	5.16	3.09	12.08	76.48
Dehesa 7	5.27	15.46	5.50	2.39	4.02	3.38	1.11	1.44	0.13	0.59	0.63	1.57	99.49
Dehesa 8	3.58	6.49	4.40	3.92	6.78	6.35	4.60	1.08	0.22	1.86	2.35	11.61	53.84
Fransada 1	0.16	0.00	0.83	6.07	3.79	6.52	2.41	0.38	0.00	0.37	0.59	0.90	21.82
Fransada 2	2.28	2.76	4.61	5.57	10.39	12.87	5.45	0.70	0.60	3.64	7.95	1.09	57.91
Fransada 3	7.09	0.00	5.08	7.54	4.36	6.82	2.95	0.08	0.28	3.22	11.97	4.64	54.05
Fransada 4	12.45	14.66	8.90	8.41	6.00	8.60	2.23	0.94	0.98	0.96	0.92	1.48	66.33
Fransada 5	0.00	0.06	2.60	2.32	1.31	3.64	1.45	0.17	0.07	1.46	4.12	3.15	20.35
Fransada 6	1.72	0.10	4.44	8.14	7.47	6.98	2.63	0.23	1.35	1.66	2.94	5.47	43.13
Fransada 7	0.21	0.41	3.98	6.62	3.65	5.70	2.47	0.78	0.03	1.31	1.99	10.22	37.57
Fransada 8	0.30	3.88	4.34	4.86	1.35	2.74	1.27	0.38	1.00	1.05	5.38	3.51	29.96
Jaral 1	0.26	0.38	2.33	2.42	2.80	4.12	0.62	0.81	1.89	4.40	1.59	1.12	22.94
Jaral 2	0.58	5.57	3.52	1.35	2.42	4.79	2.70	0.63	0.94	1.70	0.32	5.18	29.72
Jaral 3	0.09	0.00	0.00	0.33	0.52	0.31	0.16	0.07	0.08	0.00	0.00	0.06	1.62
Jaral 4	0.63	2.06	0.16	1.28	0.65	0.58	0.21	0.77	1.60	0.47	0.84	0.06	9.31
Jaral 5	0.37	0.21	0.14	0.19	0.47	0.19	0.20	0.09	0.03	0.33	0.10	0.21	2.33
Jaral 6	0.31	0.07	0.28	0.00	0.07	0.33	5.34	0.44	1.07	0.06	0.43	0.12	8.52
Jaral 7	1.17	0.13	0.00	0.38	0.20	1.54	1.90	2.17	0.20	0.37	0.49	0.08	8.63
Jaral 8	0.25	0.10	0.05	0.90	0.15	1.35	0.45	0.30	0.12	0.37	0.20	0.13	3.97

Media y desviación típica (línea inferior) del peso (g.) de excremento recolectado en cada zona

Maternal	0.75	3.34	4.42	4.22	1.92	4.63	3.00	0.72	0.79	1.31	2.84	3.81	51.74
	0.49	4.15	4.49	3.91	1.44	3.64	2.27	0.76	0.90	1.21	1.73	4.36	20.37
Dehesa	2.17	3.00	4.39	3.61	4.12	4.09	2.59	0.72	0.28	1.23	0.90	4.16	31.23
	1.77	4.84	5.50	2.76	2.98	2.33	1.21	0.65	0.21	1.69	1.16	5.05	23.74
Fransada	3.05	2.73	4.34	6.19	4.79	6.71	2.61	0.46	0.54	1.73	4.48	3.81	41.41
	4.48	5.04	2.30	2.00	3.08	3.12	1.28	0.31	0.52	1.13	3.88	3.08	17.07
Jaral	0.46	1.09	0.81	0.78	0.91	1.08	1.45	0.66	0.34	0.96	0.50	0.87	10.91
	0.34	1.93	1.35	0.83	1.07	1.80	1.83	0.67	0.74	1.49	0.51	1.78	10.12

Número de excrementos recogidos en cada fecha

Muestra	25-IV	25-V	25-VI	25-VII	25-VIII	26-IX	24-X	4-XII	21-I	24-II	7-IV	23-VI	Total
Maternal 1	18	52	96	133	39	98	51	7	7	2	37	181	723
Maternal 2	1	0	6	4	3	0	21	2	2	3	2	4	48
Maternal 3	19	25	55	79	19	20	11	3	5	11	10	34	291
Maternal 4	16	120	10	22	18	52	31	15	4	5	37	4	334
Maternal 5	11	5	126	74	47	109	74	36	28	38	51	58	657
Maternal 6	18	0	4	6	4	40	21	7	7	27	102	1	237
Maternal 7	11	18	49	33	24	34	33	14	6	34	32	83	371
Maternal 8	25	56	13	26	27	68	35	12	36	53	45	46	442
Dehesa 1	13	2	8	16	15	29	35	12	3	2	0	13	148
Dehesa 2	7	0	25	33	46	73	37	0	11	7	2	64	305
Dehesa 3	6	2	16	30	11	28	24	0	4	1	2	1	125
Dehesa 4	31	2	19	18	14	18	35	1	3	6	3	8	138
Dehesa 5	2	0	4	47	52	43	19	9	3	12	5	10	206
Dehesa 6	26	36	130	106	107	88	62	11	3	77	37	136	819
Dehesa 7	36	119	52	29	38	42	12	16	2	7	10	20	383
Dehesa 8	42	32	42	43	85	88	73	25	5	28	21	105	589
Fransada 1	2	0	9	64	46	72	41	7	0	3	5	12	261
Fransada 2	19	16	44	50	124	143	86	10	8	33	56	16	607
Fransada 3	22	0	27	53	47	78	44	2	4	25	91	36	429
Fransada 4	87	120	91	94	69	88	36	12	14	12	12	13	648
Fransada 5	0	1	31	28	14	42	19	3	1	18	24	37	218
Fransada 6	12	2	61	107	81	82	35	4	19	15	23	62	503
Fransada 7	1	3	44	74	37	68	39	13	1	20	16	106	422
Fransada 8	3	38	57	70	17	42	22	6	18	15	36	24	348
Jaral 1	7	10	40	32	36	49	9	12	22	39	23	15	294
Jaral 2	11	58	53	26	36	64	47	20	13	22	4	98	452
Jaral 3	1	0	0	4	9	5	3	2	1	0	0	1	26
Jaral 4	8	35	3	16	9	9	3	13	24	10	20	11	161
Jaral 5	7	6	3	4	13	4	4	4	1	7	2	4	59
Jaral 6	6	2	4	0	1	6	50	8	15	1	6	3	102
Jaral 7	23	3	0	6	5	17	20	30	4	6	10	1	125
Jaral 8	7	3	1	5	2	19	7	4	4	6	4	3	65

Media y desviación típica (línea inferior) del número de excrementos recolectados en cada zona

Maternal	14.88	34.50	44.88	47.38	22.63	52.63	34.63	12.00	11.88	21.63	39.50	51.38	387.88
	7.20	40.87	45.87	45.18	15.35	37.44	19.87	10.82	12.71	19.11	30.27	60.00	219.91
Dehesa	20.38	24.35	37.00	40.25	46.00	51.13	37.13	9.25	4.25	17.30	10.00	44.63	341.63
	15.28	41.12	40.95	28.64	34.95	27.95	20.86	8.81	2.87	25.48	12.83	51.30	247.46
Fransada	18.25	22.50	43.50	67.50	54.38	76.88	40.23	7.13	8.13	17.88	32.88	38.25	429.50
	29.05	41.51	24.88	25.07	36.30	31.76	20.49	4.16	7.88	9.42	28.28	32.04	153.28
Jaral	8.75	14.63	13.00	11.63	13.88	21.63	17.88	11.63	10.50	11.38	8.63	17.00	160.50
	6.39	20.83	21.02	11.76	14.21	22.56	19.70	9.50	9.30	13.05	8.50	33.11	143.92

RECOLECCIONES DE EXCREMENTOS DE GAMO 1991-92

Peso (g.) del excremento recolectado en las 32 parcelas en cada fecha

Muestra	25-IV	23-V	25-VI	25-VII	25-VIII	26-IX	24-X	4-XII	21-I	24-II	7-IV	23-VI	Total
Matorral 1	0	11.38	4.35	20.73	6.39	83.26	27.64	0	13.67	0	47.41	76.87	293.7
Matorral 2	0	0	0	14.57	60.27	0	0	13.68	0	0	57.25	87.98	233.75
Matorral 3	0	0	0	0	8.04	0	0	0	0	0	32.17	64.41	104.62
Matorral 4	0	0	0	0	20.27	0	0	34.51	0	0	117.48	57.02	209.28
Matorral 5	5.49	31.73	8.51	0	94.19	0	16.23	19.69	0	0	32.36	70.95	279.15
Matorral 6	0	18.61	1.77	0	0	17.45	0	0	13.56	0.97	21.1	0.72	74.18
Matorral 7	2.84	5.5	5.25	0	0	0	18.71	0	0	12.05	12.07	61.31	117.73
Matorral 8	0	0	0	15.04	0	0	16.58	12.46	0	22.95	20.55	0	87.56
Dibosa 1	127.84	24.91	15.95	70.93	35.92	71.92	17.3	171.7	157.97	314.58	474.44	469.99	1933.45
Dibosa 2	108.79	105.19	65.11	49.58	0.84	204.88	16.42	169.04	120.99	257.5	736.64	311.15	2204.13
Dibosa 3	222.91	0	41.33	53.36	2.75	45.39	63.46	299.06	301.05	283.08	346.84	509.43	2170.66
Dibosa 4	51.19	41.29	8.88	18.56	14.81	48.27	30.37	111.19	32.39	106.4	251.1	137.05	831.5
Dibosa 5	78.57	7.67	92.01	112.05	20.39	28.39	26.28	101.85	130.18	189.76	335.18	431.57	1533.88
Dibosa 6	95.49	39.33	71.06	5.21	4.21	9.01	11.93	19.42	63.72	106.4	166.52	117.42	709.72
Dibosa 7	0	36.27	4.49	17.19	7.11	0	56.04	55.39	43.88	96.36	195.42	188.57	678.92
Dibosa 8	129.94	46.4	28.3	5.61	6.96	0	16.77	38.71	126.98	88.55	195.72	152.64	816.38
Frasesca 1	0	49.45	7.39	17.08	67.02	36.79	13.49	26.52	3.47	6.92	7.78	22.93	281.42
Frasesca 2	36.47	15.76	79.25	79.73	272.98	113.06	19.45	44.31	13.79	27.98	87.11	60.36	830.25
Frasesca 3	0.89	10.51	5.97	42.88	88	33.17	12.39	24.4	0	51.04	39.39	0.73	309.19
Frasesca 4	0	0	0	15.46	1.53	30.88	10.82	12.13	0	31.66	0	10.52	113
Frasesca 5	48.69	19.34	54.9	20.62	105.39	0	0.63	30.63	24.28	6.63	95.2	50.63	454.94
Frasesca 6	21.58	3.67	74.64	25.66	225.09	144.09	46.24	41.82	53.5	86.69	158.14	34.61	915.53
Frasesca 7	30.4	23.65	41.46	0	51.51	45.57	0	31.49	12.3	71.13	89.92	98.61	496.04
Frasesca 8	29.71	6.09	27.47	34.06	39.4	14.32	0	79.97	0	20.8	27.75	96.65	376.22
Jaral 1	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0	52.09	32.04	84.38
Jaral 2	0	3.19	5.11	0	0	0	11.5	13.4	23.14	8.38	14.08	19.14	97.94
Jaral 3	14.64	0	0	0	0	10.66	0	16.44	8.77	14.24	58.55	8.69	131.99
Jaral 4	0	0	11.48	0	0	0	0	2.09	0	0	196.78	4.73	215.08
Jaral 5	0	0	0	0	0	16.06	0	0.89	0	0	0	12.7	29.65
Jaral 6	0	0	0	0	0	0	0	6.88	0	0	0	8.96	15.84
Jaral 7	0	0	15.51	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15.51
Jaral 8	6.4	0	0	4.99	0	0	0	8.63	0.35	1.66	19.57	0.8	42.4

Medio y desviación típica (línea inferior) del peso (g.) de excremento recolectado en cada zona

Matorral	1.04	8.40	2.49	6.29	25.65	12.84	9.90	5.73	7.72	4.49	42.55	49.91	280.65
	1.92	10.89	3.01	8.30	32.69	27.96	10.42	7.64	11.65	7.99	31.50	31.69	471.34
Dibosa	109.54	37.38	40.92	41.56	11.62	50.98	27.32	120.80	122.15	180.55	337.48	287.23	887.02
	64.88	29.30	30.05	34.94	11.01	62.88	15.63	85.47	79.82	87.67	178.79	153.79	951.33
Frasesca	20.97	16.03	36.39	29.51	106.12	54.99	12.88	36.41	13.39	37.86	63.16	46.88	756.41
	17.53	14.69	29.24	22.43	88.20	46.30	14.53	18.97	17.14	27.44	50.26	34.50	569.33
Jaral	2.63	0.40	4.01	0.62	0.00	3.34	1.44	6.07	4.03	3.04	42.63	10.88	333.76
	5.00	1.05	5.81	1.65	0.00	5.94	3.80	5.94	7.77	5.03	62.15	9.91	271.23

Numero de deposiciones recogidas en cada fecha

Muestra	25-IV	23-V	25-VI	25-VII	25-VIII	26-IX	24-X	4-XII	21-I	24-II	7-IV	23-VI	Total
Matorral 1	0	2	1	1	1	3	3	0	2	0	2	6	21
Matorral 2	0	0	0	2	4	0	0	1	0	0	4	9	20
Matorral 3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	6	10
Matorral 4	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	6	4	12
Matorral 5	1	1	2	0	5	0	3	2	0	0	3	8	25
Matorral 6	0	3	1	0	0	1	0	0	2	0	2	0	9
Matorral 7	1	2	1	0	0	0	1	0	0	1	2	6	14
Matorral 8	0	0	0	3	0	0	1	1	0	1	1	0	7
Dibosa 1	13	4	3	5	5	6	3	14	15	21	37	33	159
Dibosa 2	12	7	8	6	0	12	3	13	12	25	36	20	154
Dibosa 3	19	0	5	7	1	4	9	23	18	25	25	33	169
Dibosa 4	3	4	1	3	1	4	5	6	3	9	17	8	64
Dibosa 5	5	1	7	10	2	1	2	10	11	13	18	25	103
Dibosa 6	8	5	3	1	1	1	1	3	7	9	10	7	56
Dibosa 7	0	6	2	2	2	0	3	8	4	10	21	10	68
Dibosa 8	13	9	4	1	2	0	3	4	7	12	15	7	77
Frasesca 1	0	5	2	2	4	4	2	4	1	1	1	2	28
Frasesca 2	7	1	7	4	20	10	3	5	1	3	11	4	76
Frasesca 3	1	1	2	4	6	3	4	5	0	5	5	1	37
Frasesca 4	0	0	0	1	1	1	1	2	0	4	0	2	12
Frasesca 5	9	2	5	3	7	0	1	2	2	1	9	6	47
Frasesca 6	7	1	7	2	8	8	4	7	4	11	16	5	80
Frasesca 7	3	2	4	0	5	2	0	2	2	6	8	5	39
Frasesca 8	4	1	2	4	2	2	0	3	0	2	2	6	28
Jaral 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3
Jaral 2	0	1	1	0	0	0	1	1	2	2	1	1	10
Jaral 3	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	4	1	10
Jaral 4	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	4	1	7
Jaral 5	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	3
Jaral 6	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2
Jaral 7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Jaral 8	1	0	0	2	0	0	0	2	0	1	2	0	8

Medio y desviación típica (línea inferior) del numero de deposiciones recolectadas en cada zona

Matorral	0.25	1.00	0.63	0.75	1.50	0.50	1.00	0.50	0.63	0.25	2.88	4.88	14.75
	0.43	1.12	0.70	1.09	1.80	1.00	1.22	0.71	0.86	0.43	1.45	3.14	6.50
Dibosa	9.13	4.50	4.13	4.38	1.75	3.50	3.63	10.13	9.63	15.50	22.38	17.63	106.25
	5.86	2.78	2.26	3.00	1.39	3.81	2.29	6.11	4.95	6.56	9.11	10.51	47.27
Frasesca	3.88	1.63	3.63	2.50	6.63	3.75	1.88	3.75	1.25	4.13	6.50	3.88	43.38
	3.26	1.41	2.39	1.41	5.52	3.27	1.54	1.71	1.30	3.10	5.17	1.83	23.71
Jaral	0.25	0.13	0.38	0.25	0.00	0.38	0.13	0.75	0.38	0.50	1.50	0.88	5.50
	0.43	0.33	0.48	0.66	0.00	0.70	0.33	0.66	0.70	0.71	1.58	0.60	3.66

RECOLECCIONES DE EXCREMENTOS DE CIERVO 1991-92

Peso (g.) del excremento recogido en las 32 parcelas en cada fecha

Muestra	25-IV	25-V	25-VI	25-VII	25-VIII	26-IX	24-X	4-XII	21-I	24-II	7-IV	23-VI	Total
Matorral 1	0.00	0.00	109.16	60.61	41.94	60.81	15.24	0.00	0.00	80.13	18.48	164.33	550.70
Matorral 2	0.00	0.00	144.27	30.39	1.98	107.84	75.85	9.09	0.00	71.96	115.20	79.10	635.68
Matorral 3	0.00	0.00	30.02	161.39	94.14	9.94	0.00	4.03	0.00	64.71	0.00	49.54	413.77
Matorral 4	0.00	66.79	5.63	35.98	46.25	0.00	17.28	5.16	0.00	15.10	3.89	68.33	264.61
Matorral 5	9.36	0.00	151.35	303.38	17.17	16.91	106.98	21.82	0.00	0.00	47.61	127.49	802.27
Matorral 6	0.00	0.00	36.78	42.80	18.31	6.03	0.00	64.95	0.00	0.00	0.00	34.54	193.41
Matorral 7	0.00	15.60	17.71	76.73	26.60	0.00	5.61	36.11	0.00	0.00	0.89	71.15	250.40
Matorral 8	0.00	0.00	25.28	51.78	0.00	0.00	28.60	38.22	36.05	0.00	2.06	2.41	184.40
Dehesa 1	0.00	24.69	35.84	154.35	564.01	345.11	62.09	57.31	2.80	32.23	74.83	207.22	1600.48
Dehesa 2	0.00	3.15	260.49	21.37	570.74	213.65	59.76	19.41	75.30	149.36	122.31	157.78	1651.52
Dehesa 3	0.00	19.62	109.89	24.07	166.05	60.71	14.92	71.24	24.22	10.80	94.31	154.78	750.61
Dehesa 4	0.00	0.00	23.06	38.80	54.02	104.94	33.23	50.37	0.00	39.89	8.31	162.51	513.13
Dehesa 5	0.00	0.00	81.21	90.84	150.98	16.81	49.72	32.09	1.22	80.34	175.69	245.69	924.59
Dehesa 6	0.00	15.79	0.00	46.76	33.69	67.79	10.68	64.93	2.85	27.63	7.03	112.96	410.13
Dehesa 7	0.00	6.72	27.81	57.03	76.94	28.49	16.51	6.12	7.46	25.50	15.91	53.04	321.53
Dehesa 8	0.00	0.00	22.20	0.00	32.50	17.86	22.79	15.17	0.00	24.92	27.19	33.20	195.83
Frasesca 1	0.00	0.00	16.90	3.68	55.43	61.98	96.14	4.26	0.77	0.00	0.00	8.69	247.85
Frasesca 2	0.00	0.00	114.80	212.51	51.21	44.43	30.04	29.08	0.00	3.74	3.06	17.97	506.86
Frasesca 3	0.00	9.75	12.58	156.00	28.54	50.67	45.94	42.34	0.00	45.63	0.93	21.87	414.05
Frasesca 4	0.00	0.00	20.67	49.95	0.00	66.45	69.10	3.44	0.00	0.00	5.13	19.98	234.72
Frasesca 5	0.00	10.41	30.44	32.96	50.64	6.54	44.41	124.86	1.73	0.00	5.81	97.21	405.01
Frasesca 6	0.00	0.00	33.80	41.15	114.61	156.97	189.99	114.91	5.70	67.03	15.44	88.80	828.40
Frasesca 7	0.00	0.00	61.50	104.16	57.91	13.29	18.14	104.54	0.00	6.03	29.72	41.78	437.07
Frasesca 8	0.00	29.53	0.00	0.00	60.66	9.65	45.95	0.00	0.00	82.77	50.54	48.79	325.89
Jaral 1	0.00	0.00	0.00	81.03	47.93	1.41	0.00	0.00	44.91	225.12	31.51	106.74	538.65
Jaral 2	0.00	0.00	0.00	32.16	2.39	3.14	57.41	4.08	0.00	113.12	10.28	17.70	240.48
Jaral 3	0.00	0.00	24.93	3.73	23.25	0.00	12.36	0.00	0.00	5.13	25.97	29.49	124.86
Jaral 4	0.00	0.00	0.00	28.05	8.95	0.00	0.00	0.00	0.00	239.96	0.00	1.90	278.86
Jaral 5	1.10	0.00	8.79	62.12	4.32	1.32	0.00	0.00	0.00	16.21	23.75	67.19	184.80
Jaral 6	0.00	18.75	24.23	0.00	29.11	2.99	27.13	0.00	11.27	25.17	35.90	0.00	174.33
Jaral 7	0.00	0.00	0.00	0.00	32.39	27.14	0.00	0.00	0.00	4.30	0.00	23.15	86.98
Jaral 8	0.00	0.00	0.00	0.00	9.18	17.16	5.42	0.00	0.00	0.00	6.78	33.97	72.51

Media y desviación típica (línea inferior) del peso (g.) de excremento recolectado en cada zona

Matorral	1.17	10.30	65.03	95.38	30.80	25.19	31.20	22.42	4.51	28.99	23.52	73.39	411.91
	3.31	23.47	59.86	93.81	30.50	39.05	39.27	22.56	12.75	36.43	40.49	52.44	229.60
Dehesa	0.00	8.75	70.06	54.15	208.62	111.92	33.71	39.58	13.98	48.84	65.70	140.90	796.20
	0.00	9.91	84.80	48.69	226.41	127.87	20.84	24.65	25.27	45.46	61.99	72.13	561.94
Frasesca	0.00	6.21	36.31	75.05	52.38	51.25	67.21	52.93	1.03	25.65	13.83	43.14	424.98
	0.00	10.47	36.54	76.13	32.29	48.90	55.06	33.43	1.99	34.25	17.79	33.49	188.04
Jaral	0.14	2.34	7.24	27.05	20.71	5.18	12.11	0.51	7.02	78.63	16.77	35.02	212.71
	0.39	6.62	11.12	30.47	15.59	9.06	20.74	1.44	15.81	101.80	14.25	35.81	149.67

Numero de deposiciones recogidas en cada fecha

Muestra	25-IV	25-V	25-VI	25-VII	25-VIII	26-IX	24-X	4-XII	21-I	24-II	7-IV	23-VI	Total
Matorral 1	0	0	8	3	2	4	1	0	0	2	1	9	30
Matorral 2	0	0	7	1	1	4	3	1	0	1	5	7	30
Matorral 3	0	0	2	4	5	1	0	1	0	2	0	4	19
Matorral 4	0	1	1	1	2	0	1	1	0	1	1	6	15
Matorral 5	1	0	8	6	0	2	4	1	0	0	2	7	31
Matorral 6	0	0	3	2	1	1	0	1	0	0	0	1	9
Matorral 7	0	1	1	5	1	0	1	2	0	0	0	5	16
Matorral 8	0	0	1	2	0	0	3	1	1	0	0	0	8
Dehesa 1	0	1	7	12	11	10	8	3	0	1	1	11	65
Dehesa 2	0	1	28	3	16	8	5	2	3	3	2	11	82
Dehesa 3	0	1	7	3	8	5	1	4	1	1	2	10	43
Dehesa 4	0	0	4	4	7	5	3	3	0	2	1	7	36
Dehesa 5	0	0	9	3	8	3	3	1	0	1	7	15	55
Dehesa 6	0	1	0	2	6	2	1	2	0	1	0	6	21
Dehesa 7	0	1	3	3	6	3	4	0	1	1	0	3	25
Dehesa 8	0	1	3	3	6	3	4	0	1	1	0	3	20
Frasesca 1	0	0	3	0	6	2	2	2	0	1	1	3	13
Frasesca 2	0	0	2	0	1	1	7	1	0	0	0	1	27
Frasesca 3	0	0	8	7	2	4	2	1	0	1	0	2	25
Frasesca 4	0	1	3	6	1	4	6	1	0	1	0	2	21
Frasesca 5	0	0	2	4	0	4	8	0	0	0	1	2	23
Frasesca 6	0	2	3	1	2	0	5	3	0	0	0	7	23
Frasesca 7	0	0	2	4	2	6	14	3	1	3	1	5	41
Frasesca 8	0	0	6	5	2	1	3	3	0	1	1	3	25
Jaral 1	0	0	0	5	2	0	0	0	0	1	2	2	9
Jaral 2	0	0	0	2	0	0	1	0	0	4	1	1	9
Jaral 3	0	0	1	1	2	0	2	0	0	1	1	1	9
Jaral 4	0	0	0	1	1	0	0	0	0	6	0	0	8
Jaral 5	1	0	1	5	0	0	0	0	0	1	1	1	10
Jaral 6	0	1	1	0	2	1	0	1	0	2	2	0	10
Jaral 7	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	2	6
Jaral 8	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	1	6

Media y desviación típica (línea inferior) del numero de deposiciones recolectadas en cada zona

Matorral	0.13	0.25	3.88	3.00	1.50	1.50	1.63	1.00	0.13	0.75	1.13	4.88	19.75
	0.35	0.46	3.23	1.85	1.60	1.69	1.51	0.53	0.35	0.89	1.73	3.09	9.47
Dehesa	0.00	0.63	7.63	3.73	8.50	4.75	3.38	2.13	0.63	1.38	1.75	8.25	42.75
	0.00	0.52	8.72	3.54	3.46	2.92	2.33	1.25	1.06	0.74	2.25	4.23	22.17
Frasesca	0.00	0.50	3.25	3.38	1.38	2.63	5.75	1.50	0.13	0.88	0.63	3.00	23.00
	0.00	0.76	2.55	2.72	0.74	2.13	4.13	1.31	0.35	0.99	0.74	2.00	9.62
Jaral	0.13	0.13	0.38	1.88	1.38	0.25	0.50	0.00	0.38	2.50	1.38	1.38	10.25
	0.35	0.35	0.52	2.05	0.92	0.46	0.76	0.00	0.74	2.20	1.60	1.60	5.78

[illegible]

Resultados de la medición de la densidad del excremento de vaca secado al aire de forma similar a la utilizada para su almacenamiento previo al cultivo.

Muestras de excremento de vaca		
Peso (g.)	Volumen (ml.)	Densidad (g./ml.)
13,4302	32,5	0,4196
14,2167	40,0	0,3554
17,4769	45,0	0,3884
15,7301	43,0	0,3658
18,1586	42,5	0,4273
11,4106	40,0	0,2852
16,5990	42,0	0,3952
5,2835	15,0	0,3522
15,3653	49,0	0,3136
16,1599	38,0	0,4252
Densidad media (g./ml.) \pm desviación típica: $0,373 \pm 0,045$		

Bases de muestras de las perturbaciones con especies

	Hemigrammus																	TOTAL	IVAI IVB4	
Especies / Puntos	IA1	IA4	IB1	IB4	IC1	IC4	IA1	IA4	IB1	IB4	IC1	IC4	IA1	IA4	IB1	IB4	IC1	IC4	IVAI	IVB4
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			16	
<i>Apogon niger</i>																			6	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			31	
<i>Apogon niger</i>																			178	22 2
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			122	7 2
<i>Apogon niger</i>																			3	
<i>Apogon niger</i>																			87	8
<i>Apogon niger</i>																			14	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			23	
<i>Apogon niger</i>																			3	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			1	
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			276	11 3
<i>Apogon niger</i>																			1	
<i>Apogon niger</i>																			70	6
<i>Apogon niger</i>																			145	1
<i>Apogon niger</i>																			66	
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			19	
<i>Apogon niger</i>																			5	
<i>Apogon niger</i>																			7	
<i>Apogon niger</i>																			7	
<i>Apogon niger</i>																			9	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			24	1
<i>Apogon niger</i>																			96	
<i>Apogon niger</i>																			15	1 1
<i>Apogon niger</i>																			56	1
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			3	
<i>Apogon niger</i>																			14	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			19	
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			49	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			5	
<i>Apogon niger</i>																			12	
<i>Apogon niger</i>																			22	1
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			24	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			1	
<i>Apogon niger</i>																			5	1 3
<i>Apogon niger</i>																			13	
<i>Apogon niger</i>																			418	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			340	27
<i>Apogon niger</i>																			14	1
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			19	
<i>Apogon niger</i>																			66	42
<i>Apogon niger</i>																			14	1
<i>Apogon niger</i>																			4	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			1	
<i>Apogon niger</i>																			31	4 2
<i>Apogon niger</i>																			21	
<i>Apogon niger</i>																			3	
<i>Apogon niger</i>																			3	
<i>Apogon niger</i>																			141	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			13	
<i>Apogon niger</i>																			0	
<i>Apogon niger</i>																			56	2
<i>Apogon niger</i>																			1	
<i>Apogon niger</i>																			58	1
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			2	
<i>Apogon niger</i>																			2684	131 16
<i>Apogon niger</i>																			62	16 9
<i>Apogon niger</i>																			3,127	2,029 2,101

Resumen de cuantías de las perturbaciones del medio ambiente

Especies de plantas de las perturbaciones de los disturbios																							Herbivoros				
Especies \ Plantas	IA2	IA3	IB2	IB3	IB4	IB5	IB6	IB7	IB8	IB9	IB10	IB11	IB12	IB13	IB14	IB15	IB16	IB17	IB18	IB19	IV2	IV3	IV4	TOTAL	IV2	IV3	IV4
<i>Anagallis arvensis</i>																								0			
<i>Andropogon brevifolius</i>																								5	20	6	
<i>Andropogon arvensis</i>																								0			
<i>Andropogon arvensis</i>																								1			
<i>Apocynum androsaemum</i>																								19			
<i>Apocynum androsaemum</i>																								145	21	89	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								80	31	67	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								6			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								99	30	36	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								9	7	11	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0		2	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								3			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1		3	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0		1	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								3			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								167	7	60	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								119	19		
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								31	1	789	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								9			108
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								8			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								2			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								10		42	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								15		30	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								30	3	108	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								10	8	23	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								39	30		
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1	2	4	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								7	7		
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								25	46	78	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0	1	4	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								3			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								31	1	3	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								6			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0		9	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								25		3	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								6		1	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								153		46	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								306	20	23	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								6	7	43	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								3		5	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								45	21	2	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								9		3	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								2			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								2		5	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0		1	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0		13	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								20	31	40	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								2		1	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								80	5	56	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								15			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								34	174	88	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								42	60	78	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								1		10	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								3	39	8	
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								0			
<i>Aspidistra thalictroides</i>																								2			
Total	36	47	47	44	143	91	16	17	12	226	18	39	282	48	26	16	9	126	128	28	43	148	148	644	644	1940	
Nº de especies	9	6	17	8	26	19	11	11	6	23	9	19	38	11	18	8	3	28	17	12	18	21	83	26	3	39	
Diversidad H'	1.297	1.196	2.3	1.482	2.462	2.718	1.228	2.197	1.796	2.234	1.988	2.8	2.896	1.84	2.234												

Contenido de semillas de los excrementos del experimento de abonado

Especies \ Muestras	Germinaciones en las muestras de 3 g. del excremento de invierno										Media	d.i.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>Biserrula pelecynus</i>									5		0,5	0,3
<i>Carex sp.</i>				1							0,1	0,3
<i>Juncus inflexus</i>										1	0,1	0,3
<i>Lolium rigidum</i>				1							0,1	0,3
<i>Poa annua</i>									1		0,9	0,9
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	1	2			1		1	3	1		0,1	0,3
<i>Trifolium tomentosum</i>					1						0,1	0,3
<i>Veronica anagalloides</i>		1									0,1	0,3

Germinaciones en las muestras de 3 g. del excremento de primavera

Especies \ Muestras	Germinaciones en las muestras de 3 g. del excremento de primavera										Media	d.i.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
<i>Aphanes microcarpa</i>	1	1		1			1				0,4	0,5
<i>Biserrula pelecynus</i>	1	4	3	1	2	3	3	1	1	1	2	1,1
<i>Cardamine hirsuta</i>				1							0,1	0,3
<i>Cerastium semidecandrum</i>					1		3		1		0,5	0,9
<i>Juncus bufonius</i>				1							0,1	0,3
<i>Juncus inflexus</i>					1						0,1	0,3
<i>Medicago minima</i>								1			0,1	0,3
<i>Poa annua</i>	4	9	4	12	7	12	20	10	10	10	9,9	4,3
<i>Sagina apetala</i>				1							0,1	0,3
<i>Sisymbrium runcinatum</i>					1		1	1	1	1	0,5	0,5
<i>Stellaria media</i>	1	3	1	1	9	6	5	4	4	7	4,1	2,6
<i>Vulpia ciliata</i>					1			1			0,2	0,4

La endozoocoria por herbívoros

Resultados del muestreo del pasto crecido sobre las benigas de 1 año

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	
<i>Euphorbia V. Minestrus</i>																				1																				
<i>Aiza procera</i>																					1																			
<i>Alyssum granatense</i>																																								
<i>Andryala integrifolia</i>																																								
<i>Anthemis arvensis</i>																					1																			
<i>Apura interrupta</i>																																								
<i>Aphanes microcarpa</i>																																								
<i>Arenaria laprocladae</i>														1								1																	1	
<i>Asteriscus aquaticus</i>																								1																
<i>Blaerrula poliochne</i>		1																																	3					
<i>Brassica barriliari</i>																																								
<i>Bromus hordeaceus</i>		1		1	1			1	1	2	1		1			1		1										1			1			1					2	
<i>Bromus medietensis</i>							1																																	
<i>Bromus rubens</i>																																								
<i>Bromus sectorum</i>																																								
<i>Capsella bursa-pastoris</i>																																								
<i>Carduus pycnocephalus</i>			3										1	2								3																	1	
<i>Centurus mollensis</i>																																								
<i>Cerastium glomeratum</i>											1				1				1																					
<i>Cerastium semidecandrum</i>				1																					1															
<i>Cressida tillaea</i>																																								
<i>Crepis capillaris</i>				1						2																1														
<i>Cruciata pedemontana</i>															1																									
<i>Dactylis glomerata</i>													1																											
<i>Erodium botrys</i>																																								
<i>Erodium cicutarium</i>		2		2	1				1		1	2		1	1	1	1		1	1	1	3	1	2		1			2	1				1		1		1		
<i>Erodium cicutarium</i>																																								
<i>Eryngium campetstre</i>														1				2							1	1													1	
<i>Filago pyramidata</i>																			1																					
<i>Galium murale</i>																				1																</				

La endozoocoria por herbívoros

[illegible]

Resultados del muestreo de los pastizales aledaños de las bonigas de 3 años

Especies \ Muestras	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	
<i>Anthemis arvensis</i>								2	1	1						1				1																	2
<i>Aphanes microcarpa</i>					1																					1						1					
<i>Arenaria leptoclados</i>						1	2			1	1				1	1																2					
<i>Asteriscus aquaticus</i>	2		2					2				1				1	1	3	2	3	3		1	1													
<i>Biserrula pelecus</i>																				2						2	2		1				2		2	3	
<i>Bromus hordeaceus</i>	1	1																																			
<i>Bromus rubens</i>																						1															
<i>Bromus squarrosus</i>													1																								
<i>Capeella bursa-pastoris</i>										1																						1					
<i>Carduus pycnocephalus</i>					1			1					2																								
<i>Centaurea melitensis</i>			1																																		
<i>Convolvulus arvensis</i>											1																										
<i>Crepis capillaris</i>					1	2										1						1	1					1					2		1		
<i>Dactylis glomerata</i>		2	2		2																																
<i>Erodium cicutarium</i>									1								1																				
<i>Erodium moschatum</i>								1															2	1	2	2			3	2	1		2	2	1	3	
<i>Eryngium campestre</i>					1													2	1																		
<i>Filago pyramidalis</i>																1	1	2	1							2	2										
<i>Galium murale</i>					1	1																															
<i>Galium parisiense</i>					1						1																										
<i>Geranium molle</i>					1	1		2		1			2	2								1															
<i>Geranium rotundifolium</i>										1							2																				
<i>Hedypnois cretica</i>		3										2															2										
<i>Helianthemum salicifolium</i>																								2	2	1											
<i>Herniaria hirsuta</i>	1		1															1	1		1				1												
<i>Hordeum murinum</i>	2					2	2						1						2							1		2									
<i>Hypochoeris glabra</i>																																					
<i>Leontodon taraxacoides</i>								2	3	2	2	1	2	1		2	2			1	1		2	2		2	3	2			2	1			1	2	
<i>Lophocla cristata</i>																																					
<i>Medicago minima</i>															2																						
<i>Micropyrum tenellum</i>																																					
<i>Neostema apulum</i>			1		1	1		2		1	1						1								1									1			
<i>Ornithopus compressus</i>																									1												
<i>Pimpinella peregrina</i>																1																					
<i>Plantago coronopus</i>																																					
<i>Plantago lagopus</i>			1										1																						1		
<i>Poa annua</i>						1																															
<i>Poa bulbosa</i>	2	2	3			3	1	3	3	3	2	3	3	3	3	3	1	2					2	3	2	3	2	2		2	2	3	2	3	2	3	
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	2		1			1											1					1					2	1			1		2	2	1		1
<i>Ranunculus parviflorus</i>											1																										
<i>Reseda virgata</i>	2																																				
<i>Rumex pulcher</i>					2																																
<i>Sagina apetala</i>	1																1																	1		2	
<i>Sherardia arvensis</i>											2					1	1	1																			
<i>Silene gallica</i>					1																																
<i>Silene vulgaris</i>																						1															
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	1		1			3															1	1															
<i>Spergularia purpurea</i>	3		3																			1	2				1										
<i>Torilis nodosa</i>			1								1	1					1																				
<i>Trifolium campestre</i>													1	2																							
<i>Trifolium scabrum</i>																	2						1	1													
<i>Trifolium subterraneum</i>	1																									1							3		2		
<i>Trifolium suffocatum</i>					1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	1								1	2			2				1		1		
<i>Trifolium tomentosum</i>										2	2																										
<i>Trigonella monspeliaca</i>																																					
<i>Trisetum paniceum</i>																																					
<i>Tuberaria guttata</i>																																					
<i>Veronica arvensis</i>					1		1				1					1																					
<i>Vulpia ciliata</i>			1	1		2		1	1	1																			1				2				
<i>Vulpia muralis</i>	1	1	1									1	1			1													1	1			1				
Suelo desnudo	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	0	0	

La endozoocoria por herbívoros

Resultados del muestreo del pastizal crecido sobre las benignas de 3 años

Especies \ Muestras	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36			
<i>Aira caryophylla</i>					1																																		
<i>Anagallis arvensis</i>																					2																		
<i>Anthemis arvensis</i>																		2																	1				
<i>Aphanes microcarpa</i>					1																														1				
<i>Arenaria leptoclados</i>					2	1						1		1	1	2	1				1	1														2			
<i>Asteriscus aquaticus</i>								2		1			1		2				2			2								2									
<i>Bliterna pelecima</i>		2		1				1				1						2	1		1				1	2	3	2	3		3			2	2	2	2		
<i>Bromus hordeaceus</i>					1				1	2																			1							2			
<i>Bromus rubens</i>					1																																		
<i>Bromus tectorum</i>						1							1																			1							
<i>Capella bursa-pastoris</i>					1	2										2											1	2	2										
<i>Carduus pycnocephalus</i>		2													1	2	2					1																	
<i>Centaurea melitensis</i>						1																				2													
<i>Cerastium glomeratum</i>					1							1																											
<i>Crepis capillaris</i>					1							1																				1			1				
<i>Crepis taraxacifolia</i>																																			1				
<i>Dactylis glomerata</i>					1																																		
<i>Erodium cicutarium</i>																	1																						
<i>Erodium moschatum</i>																								2	2	2		1			2	2	1	2	1		1		
<i>Eryngium campestre</i>																							1												2	1			
<i>Filago pyramidata</i>					1	2		1				1							1	1	1										2			1					
<i>Galium murale</i>						1						1				1																							
<i>Geranium molle</i>	1	1	1	1	3	1				1	1						1		2		2																		
<i>Geranium rotundifolium</i>		1						2																				1											
<i>Hedysmum cretica</i>																		1		1																			
<i>Helianthemum salicifolium</i>																									2														
<i>Heliotropium europaeum</i>																									1														
<i>Herniaria hirsuta</i>			2																1						2		1		1										
<i>Hordeum murinum</i>		2					2	1										1	2										2										
<i>Hypochaeris glabra</i>					2																												1	2	1	2			
<i>Leontodon taraxacoides</i>	1							1	1	2		1	3	2	1	1	2			2		2	2					2	2		1			1	2		1		
<i>Logfia minima</i>																																							
<i>Lophoclea cristata</i>					1																				1														
<i>Microstachys tenellum</i>																																							
<i>Neotoma apulum</i>	1							1		1																													
<i>Ornithopus compressus</i>																																							
<i>Pimpinella peregrina</i>								1		1			1		3																								
<i>Plantago lagopus</i>					1																			1		1	1	1							1				
<i>Poa annua</i>					1																																		
<i>Poa bulbosa</i>		2	1					1	3	3	3	1	2	3	3											1	3	2			2	1		3	2	3	2	1	2
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>		1		1													1	1		1	1	1		1			2	2		1	2			2	2	1			
<i>Ranunculus parviflorus</i>								2			2					1																							
<i>Sagina apetala</i>					1											1																			2	1			
<i>Sherardia arvensis</i>									2		1	1	1	1	1	1																							
<i>Silene gallica</i>																																							
<i>Silene vulgaris</i>																																							
<i>Sisymbrium rusciniatum</i>	2		2			2	2				3				1		1																						
<i>Spergularia purpurea</i>		1	1									1		2					1	2	3					1		2		1	1		1			1			
<i>Stellaria media</i>					1																																		
<i>Torilis nodosa</i>								2	1			1		1																									
<i>Trifolium campestre</i>					2																																		
<i>Trifolium glomeratum</i>								2	2																														
<i>Trifolium scabrum</i>																1		1																					
<i>Trifolium subterraneum</i>					1							2																									2	3	
<i>Trifolium suffocatum</i>					1				1	1		2	1	1	1		2									1		1					1	1	1	2			
<i>Trifolium tomentosum</i>	1							2		2							2	3							2		1						2				1	1	
<i>Trigonella monspeliaca</i>																																							
<i>Trisetum panicum</i>																																							
<i>Tuberaria guttata</i>																																							
<i>Velezia rigida</i>																																							
<i>Veronica arvensis</i>					1				1			1																											
<i>Vulpia ciliata</i>								1	1	1	1		1	1																									

Resultados del muestreo de los pastizales aledanos de las bonigas de 4 años

Especies \ Muestras	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Arenaria leptoclados</i>	1		1	1		1				1		
<i>Asteriscus aquaticus</i>		1						1			1	
<i>Biserrula pelecinus</i>	1	1										
<i>Bromus hordeaceus</i>	1			1		1	1	1	1			
<i>Capsella bursa-pastoris</i>					1	1						
<i>Carduus pycnocephalus</i>							1	1	1			1
<i>Convolvulus arvensis</i>			1									
<i>Crepis capillaris</i>				1		1				1		
<i>Dactylis glomerata</i>		3		2		1						
<i>Erodium cicutarium</i>			1					1				
<i>Eryngium campestre</i>				1			1					
<i>Filago pyramidata</i>	1	1								1	1	1
<i>Galium parisiense</i>				1						1		
<i>Geranium molle</i>			1	1		1	2		1	1	1	1
<i>Geranium rotundifolium</i>						1		1				
<i>Hordeum murinum</i>	2				2	3					1	1
<i>Hypochoeris glabra</i>		1	2									
<i>Leontodon taraxacoides</i>	3	1	1			2	2	2	2	2	2	1
<i>Lophocloa cristata</i>	1											
<i>Malva sylvestris</i>						1						
<i>Micropyrum tenellum</i>										1		
<i>Neatostema apulum</i>								1	1			
<i>Plantago lagopus</i>		2	2					1		1	1	1
<i>Poa bulbosa</i>	1	2	2	3	3		3	2	3	3	3	2
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	1	1	1									
<i>Sanguisorba minor</i>				1								
<i>Scolymus hispanicus</i>								1	1			
<i>Sherardia arvensis</i>								1	1			
<i>Spergularia purpurea</i>	1											
<i>Torilis nodosa</i>									1		1	2
<i>Trifolium campestre</i>								1		1	1	1
<i>Trifolium subterraneum</i>	1											
<i>Trifolium suffocatum</i>	1		1					1	1		1	
<i>Trifolium tomentosum</i>									1			1
<i>Veronica arvensis</i>				1		1		1				1
<i>Vulpia ciliata</i>			1		1		1	1				1
<i>Vulpia muralis</i>				1							1	
<i>Vulpia myuros</i>		1	1							1	1	
Suelo desnudo	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1

Resultados del muestreo del pasto crecido sobre las bonigas de 4 años

Especies \ Muestras	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Aphanes microcarpa</i>		1									1	1
<i>Arenaria leptoclados</i>							1	1			1	
<i>Asteriscus aquaticus</i>			2					2		1	1	1
<i>Biserrula pelecinus</i>			1				1					
<i>Bromus hordeaceus</i>	1	1	1			1	1				1	
<i>Bromus tectorum</i>					2	1						
<i>Capsella bursa-pastoris</i>						1						
<i>Carduus pycnocephalus</i>			1				2	1	1		1	1
<i>Crepis capillaris</i>									1	1		
<i>Dactylis glomerata</i>				1	1							
<i>Filago pyramidata</i>	1		1	1							1	
<i>Galium parisiense</i>							1			1		
<i>Geranium molle</i>		1	1		1		1			1	1	1
<i>Geranium rotundifolium</i>	2	1					1		2			1
<i>Hordeum murinum</i>	2	2	1		2	3	1				2	
<i>Hypochoeris glabra</i>	1		1									
<i>Leontodon taraxacoides</i>	1	2	2	2			2	2	2	2	2	3
<i>Lolium rigidum</i>						1						
<i>Micropyrum tenellum</i>											1	
<i>Neatostema apulum</i>								1				
<i>Plantago lagopus</i>			1							1	1	
<i>Poa annua</i>					1							
<i>Poa bulbosa</i>			1	2	2		3	2	2	2	2	2
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	3	1	1									
<i>Rumex angiocarpus</i>				1								
<i>Sherardia arvensis</i>							1	1		1	1	1
<i>Spergula pentandra</i>				1								
<i>Spergularia purpurea</i>	1		2									
<i>Torilis nodosa</i>							1	2			2	2
<i>Trifolium campestre</i>		2		1				1		2	1	1
<i>Trifolium glomeratum</i>									1			
<i>Trifolium subterraneum</i>									1			
<i>Trifolium suffocatum</i>	1								1	1	1	1
<i>Veronica arvensis</i>								1				
<i>Vulpia ciliata</i>			1	1	1			1		1	1	
<i>Vulpia muralis</i>		1			1							1
<i>Vulpia myuros</i>			1							1		
<i>Vulpia unilateralis</i>		1										
Suelo desnudo	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0	0

Resultados de los test de la U de Mann-Whitney de las comparaciones entre los muestreos de boñigas y de los pastizales aledaños a ellas los cuatro años posteriores a su deposición.

Comparaciones suelo desnudo por muestra

	Pastizal-Boñigas	Pastizal-B. gruesas	Pastizal-B. delgadas	B. gruesas-delgadas
1er. año	U=98,0 p=0,000	U=782,0 p=0,000	U=641,0 p=0,000	U=249,0 p=0,066
2º año	U=380,0 p=0,000	U=517,0 p=0,000	U=547,0 p=0,036	U=223,0 p=0,136
3er. año	U=494,0 p=0,057	U=205,0 p=0,132	U=289,0 p=0,103	U=167,0 p=0,106
4º año	U=70,0 p=0,889	U=34,0 p=0,594	U=36,0 p=0,550	U=38,0 p=0,771

Comparaciones número de especies por muestra

	Pastizal-Boñigas	Pastizal-B. gruesas	Pastizal-B. delgadas	B. gruesas-delgadas
1er. año	U=1.198,5 p=0,000	U=56,5 p=0,000	U=134,5 p=0,000	U=66,0 p=0,000
2º año	U=887,0 p=0,189	U=186,5 p=0,673	U=410,0 p=0,902	U=147,0 p=0,386
3er. año	U=490,0 p=0,072	U=224,0 p=0,335	U=266,0 p=0,062	U=129,0 p=0,355
4º año	U=37,0 p=0,041	U=19,5 p=0,259	U=17,5 p=0,035	U=10,0 p=0,220

Comparaciones del porcentaje de especies endozoócoras por muestra

	Pastizal-Boñigas	Pastizal-B. gruesas	Pastizal-B. delgadas	B. gruesas-delgadas
1er. año	U=465,5 p=0,008	U=569,0 p=0,001	U=408,5 p=0,322	U=232,5 p=0,059
2º año	U=559,0 p=0,090	U=433,5 p=0,014	U=451,5 p=0,607	U=181,0 p=0,882
3er. año	U=308,5 p=0,000	U=111,5 p=0,001	U=197,0 p=0,003	U=188,0 p=0,326
4º año	U=79,0 p=0,682	U=23,0 p=0,454	U=56,0 p=0,228	U=23,0 p=0,368

Resultados de los test de la U de Mann-Whitney de las comparaciones entre años de los resultados de los muestreos de boñigas y de los pastizales aledaños a ellas los cuatro años posteriores a su deposición.

Comparaciones del suelo desnudo por muestra				
	Pastizal	Boñigas	B. gruesas	B.delgadas
Años 1º y 2º	U=339,5 p=0,000	U=877,5 p=0,116	U=202,5 p=0,243	U=227,0 p=0,403
Años 2º y 3º	U=920,0 p=0,006	U=1.034,0 p=0,000	U=197,5 p=0,001	U=324,5 p=0,017
Años 3º y 4º	U=236,0 p=0,578	U=279,5 p=0,102	U=53,0 p=0,132	U=87,0 p=0,439

Comparaciones del número de especies por muestra				
	Pastizal	Boñigas	B. gruesas	B.delgadas
Años 1º y 2º	U=857,5 p=0,231	U=297,5 p=0,000	U=52,0 p=0,000	U=90,0 p=0,003
Años 2º y 3º	U=959,0 p=0,003	U=671,5 p=0,892	U=99,0 p=0,402	U=245,0 p=0,732
Años 3º y 4º	U=92,0 p=0,003	U=72,5 p=0,001	U=15,5 p=0,051	U=19,5 p=0,004

Comparaciones del porcentaje de especies endozoócoras por muestra				
	Pastizal	Boñigas	B. gruesas	B.delgadas
Años 1º y 2º	U=948,0 p=0,035	U=963,0 p=0,006	U=217,0 p=0,030	U=260,0 p=0,091
Años 2º y 3º	U=1.043,5 p=0,000	U=855,5 p=0,063	U=157,0 p=0,142	U=277,0 p=0,263
Años 3º y 4º	U=180,0 p=0,388	U=304,5 p=0,034	U=46,5 p=0,429	U=133,5 p=0,033

Frecuencia de aparición de las especies en los muestreos de bonigas y pasto y p en el Test Exacto de Fisher

Especies	1er año (n=39)			2º año (n=38)			3er año (n=36)			4º año (n=12)		
	Boniga	Pasto	p	Boniga	Pasto	p	Boniga	Pasto	p	Boniga	Pasto	p
<i>Aira caryophylla</i>	0	0	-	0	0	-	1	0	-	0	0	-
<i>Aira praecox</i>	1	1	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Alyssum granatense</i>	0	0	-	1	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Anagallis arvensis</i>	0	0	-	0	0	-	1	0	-	0	0	-
<i>Andryala integrifolia</i>	0	0	-	2	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Anthemis arvensis</i>	1	2	-	2	2	-	2	6	0,260	0	0	-
<i>Apera interrupta</i>	0	1	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Aphanes microcarpa</i>	0	2	-	4	9	0,222	2	3	-	3	0	-
<i>Arenaria leptoclados</i>	3	10	0,065	5	3	0,711	11	7	0,415	3	5	0,667
<i>Asteriscus aquaticus</i>	1	10	0,007	11	16	0,338	7	12	0,285	5	3	0,667
<i>Biserrula pelecinus</i>	2	10	0,025	6	1	0,108	17	7	0,013	2	2	1,000
<i>Brassica barrelieri</i>	0	0	-	1	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Bromus hordeaceus</i>	14	14	1,000	14	7	0,097	5	2	0,429	6	6	1,000
<i>Bromus madritensis</i>	1	4	-	0	2	-	0	0	-	0	0	-
<i>Bromus rubens</i>	0	1	-	2	0	-	1	1	-	0	0	-
<i>Bromus squarrossus</i>	0	0	-	0	0	-	0	1	-	0	0	-
<i>Bromus tectorum</i>	0	0	-	0	1	-	3	0	-	2	0	-
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0	3	-	6	5	1,000	6	2	0,260	1	2	-
<i>Carduus pycnocephalus</i>	5	5	1,000	7	2	0,153	5	3	0,710	6	4	0,680
<i>Centaurea melitensis</i>	0	2	-	0	1	-	2	1	-	0	0	-
<i>Cerastium glomeratum</i>	3	2	-	2	3	-	2	0	-	0	0	-
<i>Cerastium semidecandrum</i>	2	13	0,003	8	15	0,133	0	0	-	0	0	-
<i>Convolvulus arvensis</i>	0	0	-	0	0	-	0	1	-	0	1	-
<i>Crassula tillaea</i>	0	0	-	1	8	0,028	0	0	-	0	0	-
<i>Crepis capillaris</i>	3	8	0,192	2	4	0,674	4	8	0,343	2	3	1,000
<i>Crepis taraxacifolia</i>	0	0	-	0	0	-	1	0	-	0	0	-
<i>Cruciata pedemontana</i>	1	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Dactylis glomerata</i>	1	4	-	1	1	-	1	3	-	2	3	1,000
<i>Erodium botrys</i>	0	0	-	2	2	-	0	0	-	0	0	-
<i>Erodium cicutarium</i>	22	33	0,012	23	29	0,217	1	2	-	0	2	-
<i>Erodium moschatum</i>	0	4	-	0	0	-	10	12	0,798	0	0	-
<i>Eryngium campestre</i>	5	4	1,000	5	6	1,000	4	3	1,000	0	2	-
<i>Filago pyramidalis</i>	1	5	0,200	4	13	0,026	9	6	0,563	4	5	1,000
<i>Galium murale</i>	0	1	-	2	1	-	3	2	-	0	0	-
<i>Galium parisiense</i>	0	2	-	1	0	-	0	2	-	2	2	1,000
<i>Geranium molle</i>	21	19	0,821	16	6	0,023	12	7	0,285	7	8	1,000
<i>Geranium rotundifolium</i>	0	0	-	23	12	0,021	3	2	-	5	2	0,371
<i>Hedypnois cretica</i>	0	0	-	0	0	-	2	3	-	0	0	-
<i>Helianthemum salicifolium</i>	0	5	-	0	0	-	1	3	-	0	0	-
<i>Heliotropium europaeum</i>	0	0	-	0	0	-	1	0	-	0	0	-
<i>Herniaria hirsuta</i>	0	0	-	3	0	-	6	6	1,000	0	0	-
<i>Hordeum murinum</i>	3	3	1,000	9	7	0,779	6	7	1,000	7	5	0,684
<i>Hypochoeris glabra</i>	0	3	-	2	1	-	5	3	0,710	2	2	-
<i>Juncus bufonius</i>	0	1	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Leontodon taraxacoides</i>	8	17	0,051	16	22	0,251	19	19	1,000	10	10	1,000
<i>Logfia minima</i>	0	2	-	0	3	-	1	0	-	0	0	-
<i>Lolium rigidum</i>	0	0	-	0	0	-	0	0	-	1	0	-
<i>Lophocloa cristata</i>	2	7	0,154	0	1	-	2	1	-	0	1	-
<i>Malva sylvestris</i>	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	1	-
<i>Medicago minima</i>	1	3	-	0	2	-	0	1	-	0	0	-
<i>Micrpyrum tenellum</i>	0	3	-	0	1	-	1	1	-	1	1	-

Frecuencia de aparición de las especies en los muestreos de bonigas y pasto y p en el Test Exacto de Fisher (Cont.)

Especies	1er año (n=39)			2º año (n=38)			3er año (n=36)			4º año (n=12)		
	Boniga	Pasto	p	Boniga	Pasto	p	Boniga	Pasto	p	Boniga	Pasto	p
<i>Micropyrum tenellum</i>	0	3	-	0	1	-	1	1	-	1	1	-
<i>Myosotis stricta</i>	0	1	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Neotostema apulum</i>	0	3	-	5	7	0,754	3	9	0,111	1	2	-
<i>Ornithopus compressus</i>	0	0	-	0	0	-	1	1	-	0	0	-
<i>Pimpinella peregrina</i>	0	0	-	0	0	-	4	1	-	0	0	-
<i>Plantago afra</i>	0	0	-	1	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Plantago coronopus</i>	2	8	0,087	1	6	0,108	0	1	-	0	0	-
<i>Plantago lagopus</i>	9	28	0,000	20	30	0,029	6	5	1,000	3	6	0,400
<i>Plantago loeflingii</i>	2	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Poa annua</i>	0	3	-	1	3	-	1	1	-	1	0	-
<i>Poa bulbosa</i>	13	34	0,000	28	36	0,025	21	31	0,017	9	11	0,590
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	1	12	0,001	4	8	0,346	15	13	0,809	3	3	1,000
<i>Ranunculus parviflorus</i>	7	0	0,012	4	1	-	3	1	-	0	0	-
<i>Reseda virgata</i>	0	0	-	0	0	-	0	1	-	0	0	-
<i>Rumex angiocarpus</i>	0	0	-	0	0	-	0	0	-	1	0	-
<i>Rumex pulcher</i>	0	0	-	0	0	-	0	1	-	0	0	-
<i>Sagina apetala</i>	0	8	0,005	2	1	-	4	4	1,000	0	0	-
<i>Sanguisorba minor</i>	0	1	-	0	1	-	0	0	-	0	1	-
<i>Scolymus hispanicus</i>	0	0	-	0	0	-	0	0	-	0	2	-
<i>Sherardia arvensis</i>	10	11	1,000	5	7	0,754	7	4	0,514	5	2	0,371
<i>Silene gallica</i>	0	0	-	0	0	-	1	1	-	0	0	-
<i>Silene vulgaris</i>	1	0	-	0	0	-	1	1	-	0	0	-
<i>Sisymbrium runcinatum</i>	1	0	-	7	8	1,000	9	5	0,372	0	0	-
<i>Spergula pentandra</i>	0	0	-	0	0	-	0	0	-	1	0	-
<i>Spergularia purpurea</i>	0	4	-	9	5	0,375	13	7	0,188	2	1	-
<i>Stellaria media</i>	2	3	-	3	1	-	1	0	-	0	0	-
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	0	1	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Taraxacum officinale</i>	0	0	-	0	2	-	0	0	-	0	0	-
<i>Torilis nodosa</i>	0	0	-	2	0	-	5	5	1,000	4	3	1,000
<i>Tragopogon porrifolius</i>	0	1	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Trifolium arvense</i>	0	1	-	2	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Trifolium campestre</i>	7	6	1,000	3	0	-	9	2	0,046	6	4	0,680
<i>Trifolium glomeratum</i>	0	2	-	0	0	-	2	0	-	1	0	-
<i>Trifolium repens</i>	0	1	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Trifolium scabrum</i>	1	3	-	4	2	0,674	5	3	0,710	0	0	-
<i>Trifolium subterraneum</i>	5	11	0,160	9	6	0,565	5	4	1,000	1	1	-
<i>Trifolium suffocatum</i>	3	20	0,000	16	20	0,491	14	17	0,634	5	5	1,000
<i>Trifolium tomentosum</i>	10	9	1,000	5	4	1,000	10	3	0,063	0	2	-
<i>Trigonella monspeliaca</i>	0	0	-	0	0	-	3	4	1,000	0	0	-
<i>Trisetum paniceum</i>	0	0	-	0	0	-	1	1	-	0	0	-
<i>Tuberaria guttata</i>	0	0	-	1	6	0,108	2	3	-	0	0	-
<i>Umbelifera indet. 1</i>	0	1	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Umbelifera indet. 2</i>	0	0	-	2	1	-	0	0	-	0	0	-
<i>Urtica urens</i>	2	0	-	0	0	-	0	0	-	0	0	-
<i>Velezia rigida</i>	0	0	-	0	0	-	1	0	-	0	0	-
<i>Veronica arvensis</i>	6	7	1,000	5	3	0,711	4	5	1,000	1	4	0,317
<i>Vulpia bromoides</i>	0	0	-	0	1	-	0	0	-	0	0	-
<i>Vulpia ciliata</i>	12	11	1,000	2	6	-	9	8	1,000	6	5	1,000
<i>Vulpia muralis</i>	13	26	0,006	26	28	0,801	16	9	0,137	3	2	-
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	-	0	0	-	0	0	-	2	4	0,640
<i>Vulpia unilateralis</i>	3	2	-	3	0	-	1	0	-	1	0	-

Germinacion semillas de Biserrula pelecinus en camara de cultivo
Muestras de 20 semillas extraidas de excrementos y legumbres

Muestras	Ciclo 1		Ciclo 2		Ciclo 3		Total	
	Ecr.	Leg.	Ecr.	Leg.	Ecr.	Leg.	Ecr.	Leg.
1	2	1	1	0	0	1	3	2
2	2	0	0	0	1	1	3	1
3	0	0	0	1	1	0	1	1
4	2	0	0	0	0	0	2	0
5	2	1	0	0	1	0	3	1
6	3	1	1	0	1	0	5	1
7	1	0	1	0	0	0	2	0
8	1	1	2	0	2	0	5	1
9	4	1	0	3	2	0	6	4
10	2	0	0	1	1	1	3	2
Media	1.90	0.50	0.50	0.50	0.90	0.30	3.30	1.30
Desv. t.	1.04	0.50	0.67	0.92	0.70	0.46	1.49	1.10

Germinacion semillas de Cistus ladanifer en camara de cultivo

Muestras de 20 semillas extraidas de excrementos y trompos

Muestras	Ciclo 1		Ciclo 2		Ciclo 3		Total	
	Ecr.	Leg.	Ecr.	Leg.	Ecr.	Leg.	Ecr.	Leg.
1	11	6	0	0	0	1	11	7
2	8	6	1	0	2	0	11	6
3	13	8	0	0	2	0	15	8
4	11	3	0	1	0	1	11	5
5	9	8	2	2	0	0	11	10
6	8	7	2	0	0	0	10	7
7	7	5	2	1	1	0	10	6
8	11	6	0	0	0	0	11	6
9	6	7	2	1	0	1	8	9
10	8	5	2	1	0	0	10	6
Media	9.20	6.10	1.10	0.60	0.50	0.30	10.80	7.00
Desv. t.	2.20	1.52	0.99	0.70	0.85	0.48	1.75	1.56

Muestras de 100 semillas extraidas de trompos

Muestra	Ciclo 1	Ciclo 2	Ciclo 3	Total
1	25	5	2	32
2	30	3	2	35
3	16	2	3	21
4	28	1	0	29
5	28	3	1	32
6	24	1	1	26
7	24	7	1	32
8	25	4	1	30
9	20	0	1	21
10	19	3	0	22
Media	23.90	2.90	1.20	28.00
Desv. t.	4.41	2.08	0.92	5.16

Año 1990-91 Supervivencia en semanas de las plántulas de *Cistus ladanifer*

Supervivencia	Excrementos			Semillas libres		
	5x10	Montón	100	200	500	1.000
1	7	13	8	8	23	32
2	15	26	7	18	39	63
3	28	17	1	2	9	28
4	2	11	2	2	7	16
5		2				
6		3				
7		1				
10		1				
11		1				
12		2				
15		1				
17	1					
Total germinaciones	53	78	18	30	78	139

Año 1991-92 Supervivencia en semanas de las plántulas de *Cistus ladanifer*

Supervivencia	Excrementos			Semillas libres		
	5x10	Montón	100	200	500	1.000
1	16	10	1		6	7
2	6	6			1	
3	1	7	4	1	2	7
4		13			1	12
5		6		1	1	3
6					2	12
7		1	1		6	7
8				1		
9		2				
11		2				
12		3		2		
16		2				
39		1				
40		1		1	1	1
Total germinaciones	23	54	6	6	20	49

Año 1992-93 Supervivencia en semanas de las plántulas de *Cistus ladanifer*

Supervivencia	Excrementos		Semillas libres			
	5x10	Montón	100	200	500	1.000
1					1	
2						2
4				2		1
13		1				
17		1				
Total germinaciones	0	2	0	2	1	3

Año 1993-94 Supervivencia en semanas de las plántulas de *Cistus ladanifer*

Supervivencia	Excrementos		Semillas libres			
	5x10	Montón	100	200	500	1.000
2		1				
6		2				2
7					1	
8					1	
10		6			1	6
11	1					
15	1					
Total germinaciones	2	9	0	0	3	8

Año 1994-95 Supervivencia en semanas de las plántulas de *Cistus ladanifer*

Supervivencia	Excrementos		Semillas libres			
	5x10	Montón	100	200	500	1.000
4	1					1
5	1	1				1
6		1				
7		3				
8						
> 13		1				
Total germinaciones	2	6	0	0	0	2

El original de este volumen acabó de imprimirse
en las dependencias de nuestra augusta institución
el 3 de mayo de 1995,
día de mi cumpleaños

Reunión de la Junta de Gobierno de la Universidad de La Rioja
Doctoral con la siguiente APTO CUM LAUDE POR UNANIMIDAD

Madrid, 20, Junio, 1995.

Presidente
Francisco Díaz Pineda



Secretaria
Begoña Peco Varquez

Vocal
Juan Fernandez Haeggen



Vocal.
Ramón Sorriquer



Vocal.
Helios Sanz Ollero

